ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
FONDÉ PAR A. N. SEWERZOW

ТОМ XVII
ВЫПУСК 3

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР



НКЗДРАВ СССР. ГОСУДАРСТВЕННОЕ МЕДИЦИНСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО (МЕДГИЗ)
МОСКВА—1938

Отв. редактор **С. А. Зернов**

Сдан в производство 25.IV.1938
Подписан к печати 5.IX.1938

Техн. редактор Е. Н. Болдырева
Выпускающий М. В. Аксенфельд

Уполн. Главлита Б—42647
Емк. п. л. 62 000 зн.

Медгиз № 220.
Заказ № 506.

10,75 п. л. 17,5 авт. л.
Тираж 2300 экз.

15-я типография ОГИЗ треста «Полиграфкнига», Москва, Мал. Дмитровка, 18.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 3

КОНСТРУКЦИЯ ВИДА С ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ТОЧКИ ЗРЕНИЯ

Е. С. Смирнов

Из Зоологического института МГУ

1. ВВЕДЕНИЕ

Мы считаем полезным предпослать нашему специальному исследованию несколько замечаний общего характера. Дело в том, что систематика в настоящее время занимает особое положение среди биологических дисциплин, и это положение далеко не соответствует удельному весу данной отрасли биологии.

Приходится с сожалением признать, что большинство биологов не имеет сколько-нибудь определенного понятия о задачах систематики как самостоятельной дисциплины. Более того, у многих возникает вопрос, может ли вообще эта наука претендовать на самостоятельное существование.

Между тем всякий биолог, независимо от его специальности, принужден пользоваться категориями системы,— уже по одному тому, что при всяком исследовании, будь оно морфологическое, физиологическое, генетическое, необходимо знать, к какому виду или роду относится объект.

Но разве эти понятия вида, рода, семейства и другие категории системы сами не заслуживают анализа? А система вообще, если иметь в виду ее методологические предпосылки?

Сами систематики мало и неохотно занимаются этими важнейшими вопросами. Мы почти ничего не знаем о теоретическом смысле так называемых высших систематических категорий, начиная от рода и выше. Более посчастливилось элементарной категории — виду, которому посвящена обширная литература. Однако большинство исследований, посвященных виду, характеризуется крайней нестрогостью. В этой области царит методологическая и фактическая путаница. Действительно, до настоящего времени отсутствует маломальски строгое определение вида. Говоря о виде, обычно указывают на его наследственную стойкость и на высокую степень сходства между различными поколениями. Но ведь сходство — понятие относительное: оно теряет смысл, если не сопровождается объективным критерием. Старое определение, которое утверждает, что сходство особей одного вида того же порядка, как сходство детей с родителями, конечно, не выдерживает критики. Что же касается стойкости видовых признаков, то ведь и родовые признаки отличаются наследственной стойкостью. Кроме того, такие группы, как биотип или чистая линия, тоже являются, по мнению генетиков, наследственно стойкими единицами.

Существуют два наиболее распространенных мнения о задачах систематики, и оба они таковы, что прямо или косвенно отрицают самостоятельную ценность этой дисциплины.

Многие считают, что исследования систематического характера имеют только вспомогательное, подсобное значение. С этой точки зрения задача систематика состоит в том, чтобы составить удобный

для обозрения каталог форм растений и животных. Этот каталог представляет собой как бы справочник, который позволяет нам узнать, к какому виду, роду, семейству и т. д. относится интересующий нас в том или ином отношении объект. Ясно, что данная точка зрения исключает какую бы то ни было ценность систематического исследования, кроме узко практической.

Другие авторы, желая произвести систематику в ранг научной дисциплины, стремятся превратить ее в филогенетику. Речь идет о том, чтобы представить существующую систему в форме генеалогического дерева. Такая филогенетическая система мыслится как гигантская генеалогическая схема, на которой располагаются систематические группы в порядке их кровного родства.

Критика этой концепции давалась различными авторами, в том числе и мной (6)[1]. Мы не имеем возможности рассмотреть здесь этот вопрос, но должны заметить, что сведение системы к генеалогии тоже равносильно отрицанию самостоятельного значения систематики. Попробуем теперь охарактеризовать главнейшие систематические проблемы.

Основное положение, которое, вероятно, без труда примет большинство биологов, имеющих знакомство с той или иной отраслью систематики, заключается в признании реальности систематических групп. Это означает, что названные группы действительно существуют в природе и могут быть вполне объективно охарактеризованы нашими систематическими категориями вида, рода, семейства и т. д. Задача систематики заключается в том, чтобы правильно констатировать эти группы и изучить закономерность их строения. Констатация и характеристика групп приводят нас к построению естественной системы. Существующую иерархию соподчиненных систематических категорий мы и считаем естественной системой.

Проблема строения систематических категорий включает вопросы закономерности распределения и соотношения признаков, теорию их таксономического значения, вопрос о взаимоотношении компонентов систематических групп и др. Не входя в дальнейшие подробности, мы отсылаем читателя к другим нашим статьям. Кроме того, мы рассчитываем в дальнейших главах настоящей работы показать на конкретных примерах существо систематических проблем.

Мыслима и действительно существует диаметрально противоположная точка зрения на систему. Мы имеем в виду тот взгляд, что никаких систематических групп в природе нет, и реальны только индивиды. Систематические категории с данной точки зрения представляют собой произвольные сочетания индивидов, причем принцип этого сочетания определяется не объективными явлениями природы, но вкусом исследователя или какими-либо специальными задачами, им поставленными. Если занять такую позицию, то вопрос о закономерностях строения систематических групп, конечно, потеряет свой смысл.

Не вступая здесь в дискуссию со сторонниками данного взгляда, мы считаем, что установление закономерного строения систематических групп—лучший способ доказательства правильности нашей точки зрения.

2. ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ВИД И ПРОБЛЕМА СХОДСТВЕННЫХ ОТНОШЕНИЙ

В своих предыдущих работах, посвященных теории системы (6—11), мы имели дело с анализом высших систематических категорий, начиная с рода и выше. Далее мы пришли к убеждению, что ряд ос-

[1] Из других более новых работ см. Любищев (4).

новных систематических проблем значительно легче поддается разрешению, если в качестве материала взять элементарную группу.

Таким элементом считается вид. Однако это справедливо лишь при условии, что вид далее не дробится на естественные группы. При современном уровне наших знаний надо считаться с тем, что в пределах вида очень часто заключается большее или меньшее количество подчиненных единиц (подвидов, или рас), которые далее дробятся только на индивиды.

Существует, однако, достаточно большое число видов, не дробящихся на подчиненные единицы. Вид, послуживший объектом настоящего исследования, относится как раз к этой категории; поэтому в дальнейшем, говоря о строении вида, мы будем иметь в виду элементарный вид, не распадающийся на расы. Наши выводы относятся к таким видам или же в равной степени к расам сложных видов.

Как было сказано выше, мы исходим из того, что вид есть некоторая реальность, объективно существующая в природе. В противном случае было бы нелепо говорить о его строении.

Какие свойства вида подлежат изучению с точки зрения систематики? В этом заключается кардинальный вопрос. Генетик изучает наследственные свойства индивидов, принадлежащих данному виду, и в результате синтеза полученных данных может судить о генетическом составе вида. Эколог рассматривает отношение особей к окружающей обстановке и в результате приходит к экологической характеристике вида. Морфолога интересуют вопросы архитектоники—строения тела, физиолога—жизненные отправления и т. д. Нередко исследование производится на одном или немногих представителях данного вида. Полученные результаты в этом случае обычно распространяются на весь видовой коллектив в силу того, что изученные экземпляры достаточно представляют данный вид.

Всеми перечисленными исследованиями, к которым надо еще прибавить данные других биологических дисциплин, систематическая проблема вида отнюдь не решается. Остается очень важный вопрос о с х о д с т в е н н ы х о т н о ш е н и я х особей, слагающих вид. Устанавливая закономерности, определяющие степень и характер сходства особей вида, мы переходим в область основной систематической проблемы. Эту задачу можно формулировать несколько иначе, говоря о законах изменчивости, существующих в пределах вида. Мы все же предпочитаем первую формулировку, так как понятию изменчивости придается в настоящее время различный смысл, что вносит неопределенность и создает путаницу.

Понятие сходства более объективно, но, конечно, и оно требует анализа. Ему и посвящена значительная часть нашей работы: мы стремимся к тому, чтобы сделать это понятие вполне объективным.

Степень сходства устанавливается посредством сравнения интересующих нас объектов. В пределах коллектива, каковым является вид, подлежащий нашему изучению, сравнение каждого индивида с каждым натолкнуло бы нас на слишком большие трудности, так как потребовало бы огромного числа манипуляций. Для сравнительного изучения «коллективного предмета» (термин Гурвича) существует более рациональный и простой способ: мерилом можно взять некий эталон, или единицу измерения, общую для всех компонентов коллектива.

Вообще говоря, мы свободны в выборе мерила. Например, можно взять эталоном любую из особей данного вида и по сравнению с ней судить об особенностях прочих. Однако этот выбор произволен—у нас нет основания для того, чтобы избрать именно эту особь, а не какую-нибудь другую.

Между тем имеется вполне объективное мерило, которое обладает очень важными преимуществами. Мы имеем в виду среднюю арифметическую. Как известно, средняя обладает тем свойством, что сумма квадратических отклонений всех вариантов какого-либо признака от нее является минимальной. Это означает, что любой индивид нашей группы, взятый в качестве эталона, дальше отстоит в отношении данного признака от совокупности прочих индивидов, чем средняя арифметическая. Если бы мы взяли для характеристики группы по этому признаку вместо средней какую-нибудь особь, то совершили бы бо̀льшую ошибку. Разумеется, и средняя не дает точной характеристики группы, но она ближе всего к истине. Итак, средняя арифметическая является вполне объективным мерилом при определении сходства; она лучше характеризует группу, чем любой из индивидов, и, кроме того, значительно облегчает технику вычисления при оценке сходства. Все это вместе взятое вполне оправдывает ее применение для нашей цели.

Разберем теперь вопрос о свойствах индивида, в отношении которых мы производим сравнение. В этой операции мы принуждены опираться на отдельные признаки, так как суммарная оценка будет слишком неточна. Но признаки разнообразны. Для совершенно точного и объективного учета степени сходства мы должны были бы взять их все. Проще всего взять признаки строения. Но почему мы стали бы пренебрегать признаками физиологического порядка? Нет никакого основания думать, что физиологическая индивидуальность выражена слабее морфологической. То же следует сказать о признаках экологического характера, генетического и т. д.

Для каждого из признаков, независимо от его характера, мы можем найти среднюю арифметическую и по ней оценивать индивидуальные особенности. Правда, не все признаки могут быть выражены количественно, но для оценки качественных признаков существует свой критерий, который с математической стороны адекватен средней. Благодаря этому единство сравнения не нарушается.

Таким образом, мы получим совокупность средних арифметических всех признаков нашего вида. Эта совокупность обозначается как видовой тип. Видовой тип мы и примем в качестве эталона, или нормы сравнения. Это—некоторый идеальный средний индивид. Он характеризует наш коллектив с большей степенью точности, чем любая фактически существующая особь, так как совокупность средних, очевидно, будет обладать основным свойством средней одного признака, о чем мы говорили выше.

Далее, пользуясь типом, мы без труда можем охарактеризовать любой индивид нашей группы. Для этого нужно найти разности между размером каждого признака (a) и соответственной видовой средней (M_a). Эти разности берутся по абсолютной величине, не считаясь со знаком: нам важно знать отклонение от типа, а не направление его. Затем было бы естественно взять сумму величин $|a—M_a|$ и разделить ее на число изученных признаков (n). Выражение $\Sigma|a—M_a|:n$ дает понятие о том, насколько данный индивид в среднем отклоняется от видового типа.

Однако, в это рассуждение необходимо внести существенную поправку. Дело в том, что нельзя сравнивать различные признаки непосредственно. Допустим, что мы сравниваем отклонения от типа в двух признаках: длине тела и высоте головы. Ввиду гораздо большего размера первого признака, сравнительно незначительное уклонение длины тела от нормы может резко превысить самое крайнее отклонение во втором признаке.

Беря такое соотношение без поправки, мы резко повысим удельный вес первого признака по сравнению со вторым, что недопусти-

мо по логическим соображениям. Необходимость поправки станет еще очевиднее, если мы будем сравнивать два признака разного наименования, например, размер и вес тела. Разумеется, нельзя складывать сантиметры с граммами и, чтобы выйти из этого затруднения, надо признаки сделать сравнимыми. Это производится при помощи среднего квадратического отклонения (σ_a). Разделив выражение $|a - M_a|$ на величину σ_a того же признака, мы получим отвлеченное число, которое называется нормированным отклонением. Оно показывает, во сколько раз отклонение особи в отношении признака a превышает среднее квадратическое отклонение, характерное для данного признака. Такие выражения делают все признаки вполне сравнимыми, независимо от их категории и наименования.

Таким образом, выражение $\Sigma \frac{|a - M_a|}{\sigma_a} : n$ показывает величину отклонения некоторой особи от видового типа, выраженную отвлеченным числом. Пользуясь этой формулой, мы, казалось бы, можем установить, как распределяются особи, слагающие вид, по степени типичности. Однако на этом пути мы встречаем новое и более серьезное затруднение, которое будет разобрано в следующей главе.

3. ПРИНЦИП ИСЧЕРПЫВАЮЩЕЙ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Для того чтобы получить исчерпывающе точное представление о степени сходства двух индивидов, нам нужно учесть все их признаки. Дело, конечно, не меняется и в том случае, когда мы характеризуем особей через посредство видового типа, определяя степень типичности каждой из них.

Сколько же признаков имеет индивид?

Небольшое размышление показывает, что число их бесконечно велико. Более того, даже в пределах одного органа или его части мы можем констатировать бесконечное множество признаков. Взяв в качестве примера бедренную кость какого-нибудь млекопитающего, мы можем провести любое количество сечений, перпендикулярных ее оси. Сечений будет тем больше, чем меньше расстояния между ними. В пределах каждого сечения мы точно так же можем провести сколько угодно большое число диаметров, постепенно уменьшая углы между ними. Аналогичным образом мы сталкиваемся с бесконечностью и в пределах небольшого сектора этого сечения, поскольку нельзя поставить никаких границ уменьшаемости углов. Все это — признаки.

Но, благодаря этому, задача исчерпывающей характеристики становится неразрешимой: исчерпать все признаки невозможно, следовательно, нельзя говорить и о точном установлении сходства.

Логический выход из этого положения на первый взгляд можно найти, базируясь на исследовании Heincke (2). Если оценить степень сходства между особями вида (у него—расы) по одному признаку, то получится обычная нормальная кривая распределения или какое-либо из ее видоизменений. Это означает, что, наряду с особями, близкими к средней, будут и такие, которые резко отличаются от нее. Прибавим еще один признак и нормируем отклонения особей от средних, а затем для каждой особи определим среднее нормированное отклонение, взятое по первому и второму признакам.

Heincke считает, что полученные таким образом числа $\left(\frac{a_1}{\sigma_1} + \frac{a_2}{\sigma_2}\right) : 2$ дадут меньший размах изменчивости, чем числа $a_1 : \sigma_1$ или $a_2 : \sigma_2$. Он объясняет это тем, что ни одна особь, принадлежащая к одной и той же расе, не дает резких отклонений от нормы во всех признаках

одновременно. Напротив, резкие отклонения нескольких, немногих, признаков компенсируются тем, что громадное большинство остальных признаков лишь слабо отклоняется от нормы. Совпадение резких отклонений даже в двух признаках у всех особей является по Heincke невероятным. Увеличивая число признаков, мы должны будем, естественно, получать все большее и большее сближение особей в отношении их характеристик, т. е. чисел $\Sigma\frac{|a - M_a|}{\sigma_a} : n$, так как совпадение одинаково резких отклонений в нескольких признаках будет еще менее вероятным. Когда число признаков будет бесконечно велико, все особи окажутся одинаково типичными. Иначе говоря, в этом случае $\Sigma\frac{|a - M_a|}{\sigma_a} : n = const.$, при $n \to \infty$.

Этот результат можно выразить иначе: изменчивость нормированных отклонений в n признаках подчиняется в пределах особи тому же самому закону нормального распределения, что и изменчивость отклонений, взятых по одному признаку, но в пределах всей группы особей вида.

Свои соображения Heincke подтверждает некоторыми примерами, правда, немногочисленными: особи, резко уклоняющиеся в одном признаке, оказываются у него более типичными с возрастанием числа n. Аномалии отдельных признаков компенсируются большим числом признаков.

Если бы Heincke оказался прав, то выход из упомянутого выше затруднительного положения был бы найден. В самом деле, если бы удалось показать, что все особи элементарного вида равнотипичны, то проблема закономерности их распределения была бы разрешена раз навсегда. А в этом случае всех особей одного вида пришлось бы считать по существу одинаковыми, так как разница между ними заключалась бы только в том, что одни и те же величины отклонений падали бы у различных особей на различные признаки.

В одной из своих статей я уже высказал свое несогласие с Heincke. Однако, ввиду важности вопроса, мы должны подвергнуть его более строгому анализу, которым сейчас и займемся.

В качестве объекта для решения вопроса о конструкции вида с таксономической точки зрения мы взяли одно из обычных двукрылых насекомых нашей фауны — *Dolichopus plumipes* Scop.—вид, принадлежащий к семейству *Dolichopodidae*. Наша пробная группа была составлена из 100 самок этого вида, собранных в окрестностях Москвы. Мы ограничились особями одного пола по той причине, что данный вид характеризуется значительным половым диморфизмом.

По отношению к признакам, подлежавшим изучению, мы применили тот же метод пробной группы, выбрав некоторые особенности строения скелета. Крыло особенно удобно для нашей цели, так как легко поддается характеристике: достаточно разветвленное жилкование дает ряд легко устанавливаемых точек отсчета.

Группа признаков была взята следующим образом. Через две точки мы провели ось крыла (рис. 1). Первая из них — пересечение медиальной жилки с задней поперечной (F), вторая — впадение медиальной в край крыла (J). На эту ось мы спроектировали ряд других точек: впадение базальной поперечной жилки в субкостальную (A), основание вспомогательной (B), впадение радио-медиальной в медиальную (C), впадение радиальной R_1 в край крыла (D), пересечение радио-медиальной с дискоидальной жилкой (E), впадение дискоидальной в задний край крыла (G), впадение радиальной R_{2+3} в

передний край крыла (H) и аналогичное впадение R_{4+5} (I). Кроме того, мы провели перпендикуляр к оси через вершину крыла (K), т. е. точку, наиболее удаленную от основания крыла.

В результате мы получили две группы признаков. Первая—отрезки оси крыла, определяемые проекциями названных выше точек. Мы обозначаем их по направлению от основания крыла к его вершине через a, b, c,......j. Вторая группа признаков—отрезки перпендикуляров между названными точками и осью крыла: k, l, m,.....s. Сумму отрезков a, b, c,......j мы называем длиной крыла S.

К указанным 20 признакам мы присоединили впоследствии еще 21, беря расстояния между различными точками пересечения жилок и впадения их в край крыла. Эти отрезки следующие: AD, EG, CD, DF, EF, HI, AB, BC, IJ, FG, DE, BE, FH, GJ, GH, AC, GI, DG, EH, DH, CF.

Из всей массы признаков одна лишь длина крыла была взята по абсолютной величине. Остальные измерения относились к размеру S.

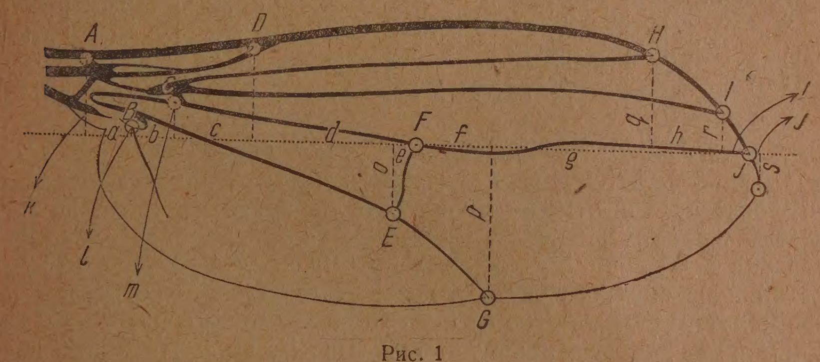


Рис. 1

Таким образом, мы имели дело в дальнейшем с индексами типа $a:S$. Причину такого выбора признаков мы разъясним в следующей главе.

Первая задача нашего анализа заключалась в том, чтобы установить, как влияет количество учтенных признаков на индивидуальные характеристики, т. е. числа $\sum\frac{|a-M_a|}{\sigma_a}:n$. Для этой цели нам пришлось нормировать все признаки. Каждое индивидуальное отклонение в некотором признаке a выражалось, таким образом, числом $\left(\frac{a}{S}-M_{\frac{a}{S}}\right):\sigma_{\frac{a}{S}}$. Эти числа брались по абсолютной величине, что уже было мотивировано выше. Среднюю величину таких чисел для n признаков, характеризующую индивид, мы обозначим I_n. Эта средняя по двум признакам индивида будет I_2, по трем—I_3 и т. д.

Ради экономии места мы не приводим ни средних арифметических, ни средних квадратических отклонений рассмотренных признаков крыла, ибо нас интересуют прежде всего корреляции признаков.

Согласно Heincke, числа I, резко разнящиеся индивидуально при учете немногих признаков, должны постепенно сближаться с возрастанием количества признаков n, стремясь в пределе к тождеству. Но как найти критерий сближения I? Самый простой способ заключается в том, чтобы при данном n построить вариационный ряд из чисел I и затем найти среднее квадратическое отклонение σ_{I_n}. Чем ближе друг к другу I, тем меньше должно быть среднее крадратическое отклонение, являющееся, как известно, мерой дисперсии. При наличии тождества чисел I эта мера будет равна нулю: $\sigma I_{\infty}=0$.

Пользуясь этим методом, мы последовательно вычислили σ_I для одного, двух и т. д. признаков, кончая 41-м.

Таблица 1. Порядок признаков: *b, d, f, h, i, j, o, S, a, c, e, g, AD, k, l, n, m, p, q, r, s, EG, CD, DF, EF, HI, AB, BC, IJ, FG, DE, BE, FH, GJ, GH, AC, GI, DG, EH, DH, CF*

Число признаков n	σ_{I_n}	Число признаков n	σ_{I_n}	Число признаков n	σ_{I_n}	Число признаков n	σ_{I_n}
1	.6422	12	.2018	22	.1969	32	.1760
2	.4436	13	.2020	23	.1961	33	.1752
3	.4017	14	.1978	24	.1936	34	.1741
4	.3447	15	.2000	25	.1896	35	.1744
5	.2951	16	.2051	26	.1901	36	.1765
6	.2485	17	.2137	27	.1857	37	.1780
7	.2259	18	.2067	28	.1808	38	.1764
8	.2151	19	.2051	29	.1812	39	.1776
9	.2115	20	.2028	30	.1796	40	.1792
10	.2041	21	.2015	31	.1776	41	.1776
11	.1974						

В табл. 1 приводятся величины σ_I при постепенно возрастающем n. Последовательность, в которой мы брали признаки, указана в заголовке таблицы. Ради наглядности мы приводим еще рис. 2, где показана графически связь между количеством использованных признаков и величиной σ_I. Между обеими переменными существует определенное соотношение. Первоначальное увеличение n действительно дает резкое уменьшение σ_I. Прибавление второго признака, например, уменьшает величину σ_I почти в $1^1/_2$ раза. Пять признаков дают по сравнению с одним сокращение дисперсии более чем вдвое, восемь признаков—в три раза и т. д. Однако прибавление 12-го признака неожиданно дает увеличение σ_I, а 13-й признак—еще некоторое повышение. При $n=14$ кривая опять понижается, но следующие 3 признака приводят к резкому повышению. В результате 17 признаков дают почти тот же уровень кривой, как и первые восемь: прибавление 9 признаков практически не уменьшило дисперсии.

Дальнейший рост n все время дает уменьшение σ_I, которое, правда, идет довольно медленно. Это можно констатировать для следующих 17 признаков, т. е. до $n=34$. (Впрочем, здесь имеет место небольшое нарушение этой закономерности: прибавление 26-го признака приводит к незначительному возрастанию σ_I, которое далее компенсируется при увеличении n.) Положение резко меняется, когда n достигает 35. Начиная с 35-го признака, кривая уже не обнаруживает систематического приближения к оси абсцисс. Ординаты колеблются вокруг некоторого среднего уровня, причем колебания эти сами по себе совершенно незначительны. Величина σ_I при $n=41$ в точности та же, что при $n=31$. Таким образом, прибавление к 31 признаку еще 10 нисколько не уменьшило дисперсии.

Наш результат, очевидно, находится в полном противоречии с точкой зрения Heincke. Во-первых, явно несправедливо то, что прибавление новых признаков к уже имеющимся непременно уменьшает дисперсию,—может иметь место и обратное явление. Можно сказать лишь в общей форме, что при сравнительно небольших пределах роста числа признаков уменьшение дисперсии случается чаще, чем увеличение ее. Во-вторых, кривая изменения σ_I отнюдь

не стремится к пересечению с осью абсцисс, ибо σ_l не стремится к нулю. Она ассимптотически приближается к прямой, параллельной оси x, которую приблизительно можно определить уравнением $y = 0{,}1766$ (беря в качестве y среднее из значений σ_l при n от 31 до 41, т. е. в тех пределах, где наша кривая уже не приближается к оси x).

Отсюда вытекает очень важный вывод. Если мы используем известную категорию признаков (в данном случае признаков, характеризующих пропорции крыла), то нет надобности для исчерпывающей характеристики сходственных отношений индивидов брать

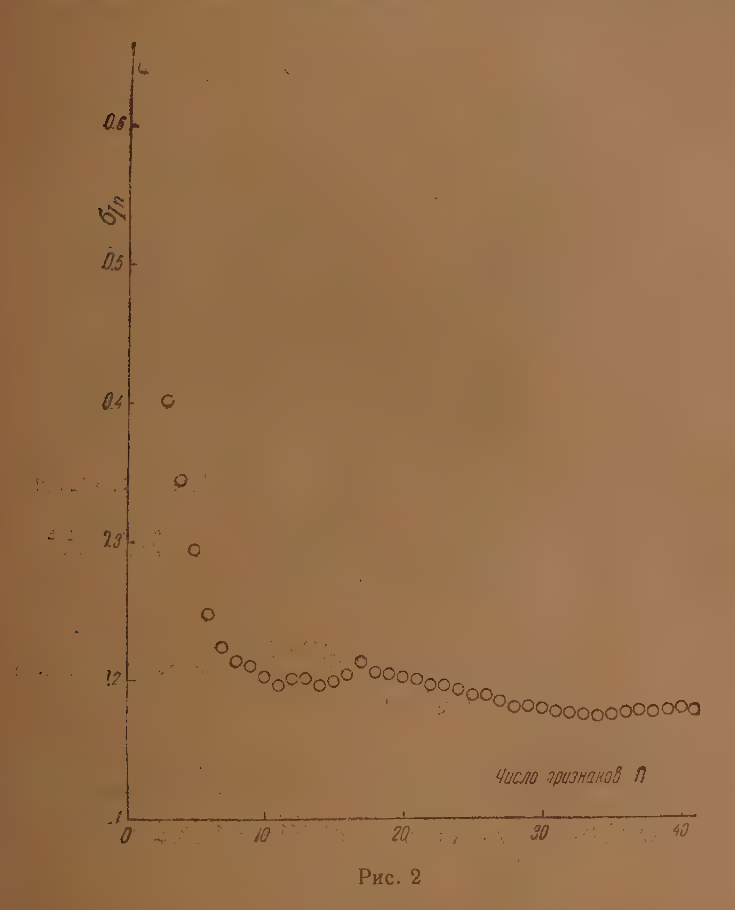


Рис. 2

бесконечно большое количество признаков. Мы можем ограничиться известной пробной группой их, которая не только конечна, но и сравнительно невелика. Мы могли бы характеризовать пропорции крыла не четырьмя десятками признаков, но сотнями, тысячами и вообще любым количеством их, но такое увеличение n означало бы простую тавтологию, поскольку среднее отклонение от типа становится постоянным уже при трех десятках признаков данной категории.

Наш вывод обнаруживает закономерность, которую мы можем назвать принципом исчерпывающей характеристики. Он решает поставленную нами проблему: каким образом возможно точное определение сходства при бесконечно большом числе признаков? Анализу этого принципа посвящено дальнейшее изложение.

Центр тяжести вопроса заключается в том, что признаки неравнозначны при установлении сходственных отношений, а неравнозначность зависит от наличия между ними коррелятивной связи.

Heincke был бы совершенно прав, если бы признаки были вполне независимы друг от друга. В самом деле, при этом условии нормированные отклонения должны комбинироваться в пределах индивида по принципу случайности. Резкое отклонение индивида в каком-либо признаке нисколько не влекло бы за собой резких отклонений в других отношениях. Компенсация сильных отклонений слабыми имела бы место, числа I непрерывно сближались бы друг с другом, и величина σ_I стремилась бы к нулю по мере возрастания числа признаков n.

Таблица 2. Корреляции крыловых признаков первой группы. Все признаки типа *a* : *S*, кроме *S*

	a	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*	*h*	*i*	*j*	*S*
a . . .	—	—·417	—·053	·147	—·243	—·108	—·126	·046	—·199	—·479	·187
b . . .	—·417	—	—·095	—·263	·185	—·071	—·092	·027	—·011	·133	·046
c . . .	—·053	—·095	—	—·412	—·166	—·059	·144	—·175	—·224	·017	·237
d . . .	·147	—·263	—·412	—	—·156	·000	—·471	·005	—·004	—·048	—·193
e . . .	—·243	·185	—·166	—·156	—	—·591	·231	—·005	·104	·031	—·198
f . . .	—·108	—·071	—·059	·000	—·591	—	—·490	—·119	—·039	·006	—·101
g . . .	—·126	—·092	·144	—·471	·231	—·490	—	—·311	—·180	—·102	·102
h . . .	·046	·027	—·175	—·005	—·005	—·119	—·311	—	—·031	—·027	·097
i . . .	—·199	—·011	—·224	—·004	·104	—·039	—·180	—·031	—	·152	—·039
j . . .	—·479	·133	·017	—·048	·031	·006	—·102	—·027	·152	—	—·110
S . . .	·187	·046	·237	—·193	—·198	—·101	·102	·097	—·039	—·110	—

Таблица 3. Корреляции крыловых признаков второй группы Все признаки типа *k* : *S*, кроме *S*

	k	*l*	*m*	*n*	*o*	*p*	*q*	*r*	*s*	*S*
k	—	·883	·954	·881	—·092	·376	—·166	—·162	·394	—·251
l	·883	—	·919	·759	—·168	·325	—·312	—·221	·430	—·250
m	·954	·919	—	·881	·108	·376	—·149	—·180	·440	—·288
n	·881	·759	·881	—	·025	·330	—·046	—·076	·397	—·231
o	—·092	—·168	·108	·025	—	·358	·138	·043	—·125	·071
p	376	·325	·376	·330	·358	—	·103	—·112	·185	—·106
q	—·166	—·312	—·149	—·046	·138	·103	—	·496	—·201	—·316
r	—·162	—·221	—·180	—·076	·043	—·112	·496	—	—·187	—·029
s	·394	·430	·440	·397	—·125	·185	—·201	—·187	—	—·221
S	—·251	—·250	—·288	—·231	·071	—·106	—·316	—·029	—·221	—

Представим себе теперь обратный случай, когда все признаки находятся в функциональной зависимости друг от друга. В этом случае коэфициент корреляции, как известно, измеряется единицей: $r = \pm 1$. Но если так, то всякому резкому отклонению в одном признаке должны сопутствовать столь же резкие отклонения и во всех остальных (при наличии прямолинейной связи признаков, которая имеет место в нашем случае).

В первом случае все признаки необходимы. Прибавление любого признака прибавляет нечто к характеристике индивида, делая ее более точной, позволяет с большей точностью определить расстояние (I) индивида от типа.

Во втором случае нам совершенно достаточно взять лишь один признак, притом любой из всей массы их. В силу полной корреляции остальные $(n-1)$ признаки дадут тот же самый результат. Индивид, резко уклоняющийся в одном отношении, будет так же резко отклоняться в остальных.

Таким образом, количество взятых признаков не будет влиять на точность характеристики, каждое I останется постоянным при любом n, и дисперсия (σ_I) не будет меняться.

В действительности признаки связаны попарно самой различной степенью корреляции, так что величина r колеблется в широких пределах, между 0 и ± 1. Отсюда логически вытекает, что значение признаков для характеристики индивидов фактически меньше, чем в нашем первом случае, но больше, чем во втором.

В табл. 2 и 3 мы приводим все попарные коэфициенты корреляции первой и второй групп крыловых признаков. Признаки взяты в относительной форме (типа $a:S$). В обеих таблицах даны также корреляции всех признаков с длиной крыла S. Как видно из этих таблиц, признаки связаны попарно очень различной корреляцией. Наряду с высокой степенью зависимости $(r = +.954)$ мы встречаем исчезающе слабую связь $(r = +.025)$, когда величина r меньше средней ошибки.

В табл. 3 обращает на себя внимание группа из 4 признаков — k, l, m, n, образующая тесно связанный комплекс, внутри которого r не падает ниже .759.

Таблица 4. Порядок признаков: k, l, m, n

Число признаков (n)	σ_{I_n}
1	.5609
2	.5345
3	.5406
4	.5183

Если мы выделим эту группу и произведем вычисление σ_I, последовательно прибавляя по одному признаку, то получим результат, приведенный в табл. 4. Мы видим здесь, что возрастание числа признаков лишь очень слабо уменьшает величину σ_I. Сравнивая σ_{I_4} с σ_{I_1}, мы находим, что прибавление трех признаков (l, m, n) уменьшило σ_I лишь на .0426, что составляет приблизительно 7,6% по отношению к σ_{I_1}. Кроме того, прибавление третьего признака m не только не уменьшает σ_I, но даже увеличивает ее довольно значительно.

Аналогичная операция для признаков b, d, f, h (табл. 1) дает уменьшение на 46,3%, т. е. в несколько раз большее.

Отсюда вытекает, что признаки далеко не равноценны, и дело не только в их количестве, но также и в качестве. Признаки, связанные сильно (k, l, m, n), дают гораздо меньшее понижение σ_I, чем слабо связанные (b, d, f, h). Это нетрудно понять на основании сказанного выше. Сильно связанные признаки в значительной степени повторяют друг друга. Отклонения, особо резкие или очень слабые в одном из признаков такой группы, лишь немного сглаживаются другими. Благодаря этому величина σ_I незначительно реагирует на увеличение n.

Это и заставило нас взять крыловые признаки не в абсолютной, а в индексной форме. Абсолютные размеры отрезков крыла очень

тесно связаны друг с другом, так как все они находятся в сильнейшей зависимости от величины крыла. Использование их представляло бы мало смысла. Выражая же наши признаки в относительной форме, мы освобождаем их от этой зависимости. Действительно, табл. 2 и 3 показывают, что признаки индексные связаны с длиной крыла слабо.

Уменьшение σ_I, которое мы констатировали столько раз, нетрудно понять. Прибавление нового признака, слабо связанного с предыдущими, сглаживает резкие отклонения индивидов (чисел I) от типа, так как слабость связи означает, что резкие уклонения $(n+1)$-го признака не совпадут с резкими же уклонениями первых n признаков. На резкие отклонения I_n падут как раз многочисленные мелкие отклонения $(n+1)$-го признака.

Но что означает у в е л и ч е н и е σ_{I_n} в случае прибавления $(n+1)$-го признака?

Допустим, что признаки x, y совершенно не связаны друг с другом, и $r_{xy}=0$. В таком случае σ_{I_2} будет гораздо меньше, чем σ_{I_1}. Прибавим теперь третий признак z, который слабо связан с x, но сильно с y. Что произойдет с σ_I? В силу высокой корреляции z и y первый из этих двух признаков будет усиливать значение резких отклонений второго. Резкие отклонения по признаку y, сглаженные было наличием x, снова выступят на сцену, так как будут в значительной степени совпадать с сильными же отклонениями z. Очевидно, что в результате прибавления признака z, σ_{I_3} будет больше σ_{I_2}. Эта операция увеличила удельный вес признака y, в то же время ослабив значение x.

Теперь представим себе, что мы вычислили σ_{I_n} для большой группы признаков. В качестве примера обратимся к табл. 1 и остановим наше внимание на том моменте изменения σ_I, когда n достигло 13. Прибавление 14-го признака заметно уменьшает $\sigma_{I_{13}}$, но далее, по мере привлечения признаков l, m, n, наблюдается сильный и постоянный рост величины σ_I.

Как уже было сказано, эти четыре признака очень тесно связаны друг с другом, образуя некоторый комплекс. Беря их всей четверкой, мы искусственно создаем перевес этой группы признаков над остальными.

Итак, мы видим, что возрастание σ_I при увеличении n определяется двумя факторами. С одной стороны, это — теснота связи, т. е. величина показателя r. Если бы в предыдущем примере признаки k, l, m, n были связаны функционально, то перевес их над предыдущими сказался бы еще больше: отклонения индивидов в этих признаках были бы подчеркнуты еще сильнее, и мы получили бы более резкое увеличение σ_I.

С другой стороны, для последнего необязательно наличие очень сильной связи. Допустим, что мы вычислили σ_I для десяти признаков, совершенно не связанных. Если теперь прибавить еще несколько признаков, не зависящих от первой группы ($r=0$), а друг с другом связанных слабо (например, $r=0{,}2$), то мы все же, в конце концов, должны получить увеличение σ_I по сравнению с $\sigma_{I_{10}}$. В самом деле, эти новые признаки в своих отклонениях хотя и слабо, но все же повторяют друг друга. Но это означает, что уже при $n=12$ объединенные 11-й и 12-й признаки получили некоторый перевес над первыми десятью. Конечно, он был бы бо́льшим при наличии более высокой корреляции.

Таким образом, помимо абсолютной величины коэфициентов корреляции, для изменения σ_{I_n} немаловажное значение имеют также и их относительные размеры, т. е. отклонения r $(n+1)$-го, $(n+2)$-го

и следующих признаков от коэфициентов корреляции, связывающих попарно уже использованные n признаков. В силу этого приходится ставить вопрос о дисперсии коэфициентов корреляции между $(n+1)$-м признаком и первыми n.

Какой функцией определяется зависимость σ_I от обоих факторов — величины коэфициентов r и их дисперсии? Этот вопрос требует математической обработки. Не будучи математиком, я не беру на себя его решение.

5. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ

Итак, критерий σ_I обладает еще одним важным свойством: он возрастает в том случае, когда мы, прибавляя новые признаки к ранее взятым, искусственно создаем перевес некоторой группы признаков над другими. Значение этого свойства σ_I будет особенно ясным из следующего примера.

Допустим, что к 13 первым признакам нашей табл. 1 мы прибавляем не только k, l, m, n, но и ряд других признаков, тесно связанных с этой четверкой. Можно, например, провести ряд прямых, параллельных этим перпендикулярам, и взять затем их отрезки, заключенные между точками переднего края крыла и их проекциями на ось (рис. 3, ab, a_1b_1, a_2b_2,...).

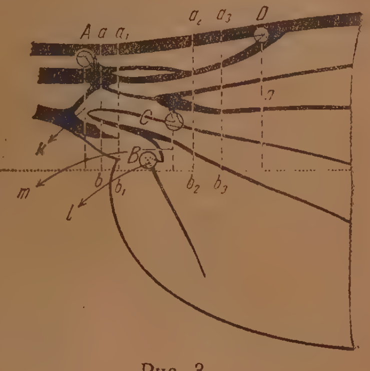


Рис. 3

Беря в качестве новых признаков достаточно большое количество таких отрезков, мы, в конце концов, почти сведем к нулю роль первых 13 признаков. Действительно, поскольку между k, l, m, n существует очень тесная связь, совершенно очевидно, что и промежуточные отрезки будут не менее тесно с ними связаны; поэтому наш критерий σ_I будет отражать почти исключительно особенности части крыла, заключенной между k, n, передним краем крыла и соответственным отрезком крыловой оси. Но это будет означать пренебрежение всеми остальными компонентами крыла. Между тем наша цель — дать исчерпывающую характеристику особей по этому органу в целом. Неправомерность такой операции совершенно ясна. И вот как раз увеличение σ_I в таком случае предохраняет нас от ошибки, автоматически ее регистрируя.

Все сказанное приводит нас к очень важному вопросу о выборе признаков и их таксономическом значении. Таксономическая ценность признака, очевидно, зависит от того, насколько он улавливает характерные свойства индивида, отличающие его наилучшим образом от других индивидов той же группы. Наиболее ценное в определении сходства — установление важнейших различий!

Как мы видели выше, все признаки равноценны в том случае, когда они совершенно независимы друг от друга, так как здесь каждый прибавляет одинаково много к характеристике особи. Равноценность остается и в том случае, когда связь признаков абсолютная, или функциональная. Однако в этом случае, в противоположность первому, необходимым является лишь один (любой) из признаков, так как он одновременно представляет и все остальные. Прибавление даже второго признака не имеет смысла, так как означает тавтологию — все элементы независимости уже исчерпаны первым признаком.

Рациональная характеристика заключается в том, чтобы учесть все те элементы независимости, которые имеют место в действительности, т. е. в тех промежуточных случаях, когда признаки связаны разнообразным образом и неодинаково отражают свойства индивида. Таксономическая ценность признаков будет тем выше, чем лучше выполняют они эту задачу. Показателем же будет служить бо́льшая или меньшая степень уменьшения нашего критерия σ_I.

Для того чтобы облегчить решение интересующего нас вопроса, мы рассмотрим сначала некоторые фиктивные случаи.

1. Допустим, что орган распадается на ряд участков или зон. Между ними никакой связи нет, но внутри каждого участка все части связаны функционально. Это означает, что корреляция интерзональных признаков равна нулю, а интразональных — единице.

Очевидно, что для таксономической характеристики органа нам нужно учесть все зоны. Если мы возьмем по одному признаку от каждой зоны, то получим характеристику, которая будет исчерпывающей и в то же время не будет содержать тавтологии.

Если теперь от одной из наших зон взять второй признак, то пропорциональность представительства нарушится, так как эта зона искусственно получит перевес над прочими. В этом случае σ_I обнаружит приращение. Ошибка увеличится, если мы от данной зоны возьмем не два, а большее количество представляющих ее признаков.

Будет ли ошибкой, если мы от каждой зоны возьмем по два или больше, но во всяком случае по равному количеству представляющих зоны признаков? Нет, пропорциональность не нарушится, но такая операция будет означать тавтологию. Характеристика останется достаточной и исчерпывающей, но нельзя сказать, чтобы двойное, тройное и т. д. представительство было необходимым, ибо оно просто излишне. Критерий σ_I остается без изменения, а это и показывает наличие тавтологии.

2. Задача усложнится, если мы примем, что внутри каждой зоны связь не функциональная, а коррелятивная, причем теснота этой связи вариирует в широких пределах (межзональная связь попрежнему отсутствует).

В этом случае нам нужно исчерпать элементы независимости внутри каждой зоны. Следовательно, интразональные признаки должны быть избраны так, чтобы остальные, не вошедшие в число избранных, давали бы увеличение σ_I или оставляли ее без изменения. Таким образом, каждая зона будет охарактеризована критерием σ_{I_k}, где k — число избранных признаков, которое будет варииРовать от одной зоны к другой.

После этого нам придется учесть все зональные особенности, т. е. найти σ_I для признаков, избранных по всем зонам вместе. Все эти признаки необходимы, так как между признаками разных зон по предположению корреляции нет. В результате мы получим исчерпывающую характеристику органа $\sigma_{I_{k_1+k_2+k_2+\dots k_p}}$, где p — число независимых друг от друга зон, а буквы $k_1, k_2, \dots k_p$ обозначают числа признаков в отдельных зонах.

3. Допустим теперь, что интразональная связь равна 1, а между зонами имеется корреляция, причем r варииРуют от 0 до ± 1.

Очевидно, что здесь мы, во-первых, должны взять по одному (любому) признаку, представляющему свою зону, а далее из полученных p признаков извлечь все элементы независимости, т. е. отобрать $(p-x)$ признаков с таким расчетом, чтобы остальные x не изменяли бы σ_I или давали бы ее возрастание. Характеристика I_{p-x} и будет исчерпывающей. В то же время она не страдает тавтологичностью.

4. Наиболее общим является тот случай, когда связь интразональная, равно как и интерзональная, вариирует от 0 до ± 1, не достигая этих предельных значений. Мы все же сохраняем право говорить о зонах, так как допускаем, что интразонально признаки связаны сильнее, чем интерзонально.

Однако для составления исчерпывающей характеристики эти зоны не имеют значения. Здесь не может быть строгого представительства отдельных зон, так как они не замкнуты внутри себя. Задача исчерпывающей характеристики решается так, что мы избираем s признаков независимо от зон, и далее, всякий $(s+1)$-й признак либо увеличивает σ_{I_s}, либо оставляет эту величину без изменения.

6. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОРРЕЛЯТИВНЫХ СВЯЗЕЙ

Естественно возникает вопрос: что имеет место в действительности? Каковы закономерности связи признаков в пределах органа и между органами? В качестве ответа приведем несколько примеров.

Ильин (3), изучавший корреляции белых пятен у морских свинок, находит, что все точки депигментации (так он называет места образования белых пятен) могут быть распределены в 7 групп. Эти группы содержат точки, связанные сильно ($r > 0{,}5$), тогда как сами они «почти совершенно не коррелированы между собой. Беря группы более крупные, можно свести их к трем (область головы и шеи, уха, все остальное туловище), причем эти области, безусловно, независимы одна от другой».

Мы можем согласиться с автором в том, что корреляции пятен распределяются неравномерно и что действительно можно выделить известные зоны более сильной связанности. Но автор неправ, утверждая, что его зоны абсолютно не связаны: корреляцию ниже 0,45 он считает отсутствием связи, с чем никак нельзя согласиться. Картина, полученная им, соответствует нашему общему случаю, когда имеется более сильная связь внутри зон и ослабленная между зонами.

Интересно установленное Ильиным соответствие между топографической близостью признаков и степенью их связанности. Это наблюдение гармонирует с предложенным Перлем «правилом соседства». Однако такое соответствие выражено в материалах Ильина не слишком строго и допускает много исключений.

В одной из старых работ, посвященной крылу *Drosophila funebris* Fbr. (12), мы дали большое число корреляций между абсолютными длинами отрезков жилок крыла. Обзор этих данных привел нас к заключению, что крыло *Drosophila* с точки зрения корреляций лучше всего рассматривать как векториальное поле. В нем можно констатировать известные направления сильной и слабой корреляции. Направление поперек крыла (перпендикулярное его длинной оси) встречает признаки сильно связанные, тогда как направление, параллельное оси, характеризуется слабой связью признаков. Таким образом, части одной и той же продольной жилки связаны слабо, отрезки же разных продольных, но лежащие в одной поперечной зоне, коррелированы сильно.

Уже после напечатания названной статьи мы попробовали найти закон распределения коэфициентов корреляции r с целью выделения двух возможных групп: интразональных, с одной стороны, и интерзональных — с другой. На основании 170 коэфициентов мы построили кривую распределения; хотя она и оказалась двувершинной, но вторая вершина выражена слабо и статистически недостоверна. Это приводит нас к выводу, что установленные поперечные зоны сильно

коррелированных признаков все же достаточно связаны и друг с другом.

Терентьев в своей интересной работе (14), посвященной анализу корреляции признаков у *Rana ridibunda* Pall., приходит к заключению о наличии «плеяд» сильно коррелированных признаков[1]. Им было изучено свыше двух десятков признаков (промеров), характеризующих пропорции тела, и получен 231 коэфициент *r*. Распределение величин *r* оказалось бимодальным, причем одна из вершин (слабая корреляция!) приходится на «межплеядные» коэфициенты, а другая (большие *r*) — на внутриплеядные. Ввиду того, что связь всех признаков с общими размерами тела маскирует истинные связи между частями тела, автор обратился к парциальной корреляции, исключив сначала влияние длины тела. Распределение парциальных *r* вновь бимодально, причем один максимум соответствует межплеядным признакам (*r* от 0,0 до 0,5), другой — внутриплеядным (*r* от 0,6 до 0,9). Между обеими группами существует узкая полоса смешанных признаков (*r* от 0,5 до 0,6). Интересно отметить, что внутриплеядные связи относятся только к скелетным признакам (их 10); прочие признаки — «кожные», как их обозначает Терентьев.

Далее, автор анализирует найденную плеяду тоже при помощи парциальной корреляции. Мы вернемся к этому ниже, а сейчас подчеркнем, что межплеядные связи у *Rana ridibunda* достаточно высоки, ибо *r* может доходить до 0,5. Наша «зона» в общем не совпадает с «плеядой» Терентьева, но сущность дела от этого не меняется.

Корреляции, вычисленные нами к настоящей работе, тоже дают некоторый материал по интересующему нас вопросу.

Обратимся к нашей табл. 2, где даны попарные корреляции индексных признаков *a*, *b*, *c*,...*j*, а также связи с длиной крыла *S*. Первое, что бросается в глаза, — это общая слабость связей. Если ограничиться признанием только тех корреляций, когда *r* превышает среднюю квадратическую ошибку *minimum* втрое, то лишь $r \geqslant 0{,}276$ следует признать имеющими реальное значение. Таких коэфициентов в нашей таблице имеется только 7 из 45, т. е. 15,5%. Взяв признаки в индексной форме и освободившись от влияния общих размеров крыла, мы действительно добились резкого повышения независимости признаков друг от друга.

Все 7 коэфициентов отрицательны. Это естественно, так как при постоянной сумме всех проекций (*S*) увеличение одних, вероятнее всего, связано с уменьшением других. Влияние соседства на интенсивность связи сказывается в том, что 6 коэфициентов, имеющих реальное значение, относятся к соседним признакам. Вместе с тем оно далеко не абсолютно. Например, признак *a* реально связан с соседним *b*, но, кроме того, с наиболее отдаленным *j*, тогда как промежуточные признаки не обнаруживают заметной связи с ним. Признак *d* действительно связан с соседом *c*, но также и с *g*, в то время как промежуточные *e*, *f* от него не зависят. Мы не говорим уже об очень многочисленных случаях, когда признак не связан ни с одним из соседей.

Помимо влияния соседства, мы не можем констатировать какие-либо иные закономерности в распределении корреляции. Теперь поставим целью выбрать среди наших признаков такую группу, чтобы внутри нее не наблюдалось реальных связей. Иными словами, между любой парой их не должно быть корреляции выше 0,275. Задача эта допускает два решения: одна группа будет иметь состав *a*, *c*, *e*, *g*, *i*, другая — *b*, *d*, *f*, *h*, *i*, *j*. К каждой из этих групп мы имеем право при-

[1] Этот термин употреблялся им и ранее (13).

бавить еще *S*. В первой группе мы избежали всякого соседства, во второй — допустили лишь признак *i*, который, однако, не связан со своими соседями *h*, *j*.

Очевидно, мы не можем в данном случае говорить о каких-либо зонах связанных признаков вдоль крыла.

Иную картину мы наблюдаем в отношении ординат точек крыла. Среди признаков *k*, *l*,...,*s* резко выделяется своей взаимной связанностью четверка *k*, *l*, *m*, *n*. К ней примыкают менее тесно связанные с этой четверкой *p* и *s*, — последний, несмотря на свое отдаленное положение.

Если бы мы захотели выделить из признаков *k*, *l*,...,*s* группу не связанных взаимно, то пришлось бы ограничиться лишь тремя: *o*, *q*, *s*.

Итак, мы можем констатировать прикорневую зону крыла, которая в поперечном направлении сжимается и расширяется в общем как целое — пропорционально. Однако этого нельзя сказать о продольном направлении: *a* связан с *b* посредственно, а проекция *c* и вовсе не связана с ними.

Может возникнуть еще один вопрос — о связи обеих групп *a*, *b*, *c*,... и *k*, *l*, *m*,... друг с другом. Мы не вычисляли всех возможных коэфициентов корреляции между признаками этих групп, имеющиеся же в нашем распоряжении говорят о большом разнообразии связей. В среднем связи эти невелики. Однако, если бы мы пожелали увеличить комбинацию независимых признаков за счет *k*, *l*, *m*,...,*s*, то пришлось бы воспользоваться всего одним признаком *o*, который можно присоединить к группе *b*, *d*, *f*, *h*, *i*, *j* (но не к *a*, *c*, *e*, *g*, *i*), прибавление, отнюдь не пропорциональное числу новых признаков.

В общем распределение корреляций позволяет говорить лишь о частичной зональности крыла, к тому же слабо выраженной. Другими словами, перед нами тот же общий случай связи признаков, о котором говорилось выше.

Помимо крыловых корреляций, мы анализировали также связи компонентов конечностей *D. plumipes* — передних и средних. В качестве признаков были взяты длины бедра, голени и каждого из 5 члеников лапки. (Ноги брались всегда правые.) Это — та же самая пробная группа особей, в которой мы изучали крыловые признаки. Корреляции абсолютной величины всех компонентов ноги оказались очень высокими. Табл. 5, относящаяся к передним конечностям, дает об этом понятие.

Таблица 5. Корреляции отделов передней конечности. Признаки взяты в абсолютной форме

	F	T	t_1	t_2	t_3	t_4	t_5
Femur (F)	—	·970	·902	·864	·821	·814	·788
Tibia (T)	·970	—	·880	·876	·821	·815	·804
Tarsus I (t_1) . . .	·902	·880	—	·869	·821	·800	·778
» II (t_2) . . .	·864	·876	·869	—	·924	·843	·859
» III (t_3) . . .	·821	·821	·821	·924	—	·929	·854
» IV (t_4) . . .	·814	·815	·800	·843	·929	—	·903
» V (t_5) . . .	·788	·804	·778	·859	·854	·903	—

Мы видим, что величина r варьирует в очень узких пределах, от 0,788 до 0,970. Все коэфициенты при нашем числе вариантов, равном 100, вполне надежны. Аналогичная картина наблюдается и для средних ног, где r варьирует от 0,777 до 0,957.

При такой всеобщей высокой корреляции трудно обнаружить какие-нибудь закономерности в распределении связи. Влияние общих

размеров органа на отдельные его части маскирует более тонкие закономерности.

Ввиду этого мы и здесь прибегли к индексным признакам, отнеся длины компонентов к общей длине ноги L, т. е. к сумме всех измеренных частей. Результат вычисления корреляций представлен в табл. 6 и 7.

Таблица 6. Корреляции отделов передней конечности. Признаки типа $F:L$

	F	T	t_1	t_2	t_3	t_4	t_5
Femur (F)	—	.286	—.236	—.645	—.584	—.522	—.434
Tibia (T)	.286	—	—.519	—.451	—.513	—.462	—.362
Tarsus I (t_1) . . .	—.236	—.519	—	—.014	—.058	—.136	—.057
» II (t_2) . . .	—.645	—.451	—.014	—	.553	.427	.280
» III (t_3) . . .	—.584	—.513	—.058	.553	—	.566	.378
» IV (t_4) . . .	—.522	—.462	—.136	.427	.566	—	.502
» V (t_5) . . .	—.434	—.362	—.057	.280	.378	.502	—

Таблица 7. Корреляции отделов средней конечности. Признаки типа $F:L$

	F	T	t_1	t_2	t_3	t_4	t_5
Femur (F)	—	.021	—.409	—.278	—.381	—.404	—.187
Tibia (T)	.021	—	—.185	—.515	—.490	—.355	—.423
Tarsus I (t_1) . . .	—.409	—.185	—	—.117	—.198	—.047	—.083
» II (t_2) . . .	—.278	—.515	—.117	—	.463	.197	.072
» III (t_3) . . .	—.381	—.490	—.198	.463	—	.388	.272
» IV (t_4) .	—.404	—.355	—.047	.197	.388	—	.350
» V (t_5) . . .	—.187	—.423	—.083	.072	.272	.350	—

Здесь мы легко можем зафиксировать характерные закономерности корреляции, в общем одинаковые для обеих пар ног. Это особенно касается знака r. Положительная корреляция имеет место, во-первых, между бедром и голенью (впрочем, ничтожная для средних ног и слабая для передних). Затем, ясно выраженную группу положительно связанных признаков образуют членики тарсуса от II до V. Мы отчеркнули на таблицах соответственные области r, где все коэфициенты положительны. Следовательно, относительное удлинение одного из четырех члеников влечет за собой удлинение остальных трех. Это правило действительно для обеих пар ног.

С названной четверкой признаков отрицательно связаны бедро, голень и I членик лапки: это — правило без единого исключения, действительное как для передних, так и для средних ног. Следовательно, относительное удлинение одного из первых трех отделов ноги связано с укорочением последних четырех. Таким образом, по знаку корреляции мы с уверенностью можем разделить конечность на две зоны, изменение которых происходит в противоположном

направлении. Что касается тесноты связи, интересующей нас более всего, то здесь о сколько-нибудь ясной зональности говорить не приходится: распределение r по его абсолютной величине дает пеструю картину.

В дополнение сказанного представляет интерес разбор связей между компонентами различных конечностей. Соответственные r были нами вычислены, причем оказалось, что наиболее тесно (притом положительно) связаны соответственные части ног, особенно же $t_3 - t_3$, $t_4 - t_4$ и $t_5 - t_5$. (Эти связи, однако, не выше 0,6.) Следовательно, можно утверждать, что соответственные отделы разных пар конечностей изменяются от индивида к индивиду в общем согласованно. Кроме того, важно подчеркнуть, что обе пары конечностей (нужно думать, и все три) с точки зрения корреляции представляют одну систему: величины r, связывающих разные конечности одной стороны, в общем того же порядка, что и в пределах одной конечности.

Резюмируя эту главу, мы должны признать, что в пределах органа или иной части организма нет достаточно резко выраженных и отграниченных друг от друга зон корреляции. Вследствие этого мы не можем строго провести принцип представительства зон при вычислении σ_I: приходится решать задачу исчерпания элементов независимости для органа в целом.

7. ПРАКТИКА ВЫБОРА ПРИЗНАКОВ

До сих пор мы обсуждали таксономическое значение признаков главным образом с теоретической стороны. Но спрашивается, как его определить практически и как дать ему численное выражение?

Разберем этот вопрос на нескольких примерах. Первый относится к нашим крыловым (индексным) признакам a, b, c,..,.,r, s, к которым мы прибавили еще длину крыла S. В общем мы рассматриваем здесь 20 признаков.

Критерий σ_I при $n = 20$ равен 0,2080. Для того, чтобы определить таксономическое значение каждого из 20 признаков, мы будем последовательно исключать каждый из них и вычислять σ_I для совокупности остальных 19 признаков. Разности $\sigma_{I_{20}}$ и получаемых при исключении каждого признака $\sigma_{I_{19}}$ покажут нам влияние этих признаков на $\sigma_{I_{20}}$.

Результат вычислений приведен в первой графе табл. 8.

Здесь мы находим в одном столбце величины $\sigma_{I_{19}}$, а в другом — разностей $(\sigma_{I_{19}} - \sigma_{I_{20}})$. Эти разности отнюдь не одинаковы. Прежде всего надо отметить, что 5 из них отрицательны: прибавление одного из признаков k, l, m, n, q к прочим девятнадцати вызывает не уменьшение σ_I, но его увеличение. Остальные 15 признаков уменьшают σ_I, но далеко не в одинаковой степени. Например, r дает уменьшение на .0018, а o — на .0113, т. е. в 6,3 раз больше предыдущего.

Нужно ли исключить из нашей системы все 5 признаков, увеличивающих σ_I? Из дальнейшего будет видно, что такая операция повредила бы решению нашей задачи — рационального выбора признаков.

Мы исключим сначала признак m, который дает наибольшее увеличение σ_I. После этого мы снова вычислим влияние каждого из оставшихся 19 признаков на $\sigma_{I_{19}}$. Во второй графе табл. 8 приводятся $\sigma_{I_{18}}$ и $(\sigma_{I_{18}} - \sigma_{I_{19}})$, получаемые при последовательном выключении признаков a, b, c,...j, k, l, n,..., s, S по одному. В этом случае мы, как правило, получаем другие разности, чем в первом, но признаки

k, l, n, q попрежнему увеличивают σ_I. Наибольшее увеличение дает l, который мы и выключаем на этот раз, получая $\sigma_{I_{18}} = \cdot 1956$.

Новая проверка таксономического значения признаков $a, b, c, \ldots, j, k, n, \ldots, s, S$ при исключенном l дает опять иную картину (графа третья). Особенно важно, что, помимо k и n, увеличивавших σ_I и в прошлый раз, появляется один новый признак — r, изменяющий наш критерий в том же направлении, впрочем, очень слабо. Кроме того, признак s вообще не влияет на величину σ_I: разность ($\sigma_{I_{17}} - \sigma_{I_{18}}$) равна нулю.

Исключение следующего признака n приводит нас к небезынтересному результату (графа четвертая). Мы видим, что признак k теперь играет уже положительную роль в характеристике, давая уменьшение σ_I. Признак q продолжает увеличивать σ_I, а r, дававший увеличение, теперь не влияет на величину критерия: $\sigma_{I_{16}} - \sigma_{I_{17}} = 0$. Напротив, s дает обратную картину. Мы исключаем на этот раз признак q, как дающий максимальный рост σ_I, после чего $\sigma_{I_{16}} = .1904$.

В результате этой операции (графа пятая) признак s сохраняет свою отрицательную роль в характеристике, а признак r приобретает исчезающе малое положительное значение; кроме того, обнаруживается отрицательное действие g и тавтологичность признака d (ибо $\sigma_{I_{15}} - \sigma_{I_{16}} = 0$).

Теперь нам приходится исключить признак g, после чего (графа шестая) остается один лишь s, увеличивающий $\sigma_{I_{15}}$. Признак d из тавтологического стал полезным для характеристики.

Последующее исключение s, уменьшающее величину σ_I до .1880, дает окончательный результат: ни один из оставшихся 14 признаков не увеличивает $\sigma_{I_{15}}$.

Изложенный пример позволяет сделать ряд важных заключений. Самое важное следствие то, что признаки неравноценны для характеристики и что самое понятие таксономической ценности имеет относительное значение.

Взяв наудачу 20 признаков одной категории, мы убедились в том, что значительная часть их не только не увеличивает степени точности характеристики индивидов, но даже, напротив, уменьшает ее, давая неверное понятие о сходстве сравниваемых объектов. В результате исключения этих шести признаков нам удалось уменьшить величину σ_I с .2080 до .1880, т. е. на .0200, что составляет 9,6%. Отрицательная роль трех из этих признаков (l, m, n) отмечалась уже нами выше. Здесь мы можем сделать аналогичное утверждение в более строгой форме. Названные признаки, будучи тесно связанными, теряют в своей таксономической ценности. Они создают искусственный перевес представляемой ими зоны над другими компонентами крыла.

Было бы, однако, неправильным вместе с признаками m, l, n исключить и четвертый член этой группы — k. В таком случае данная зона совсем не была бы представлена в характеристике крыла. Мы можем констатировать на примере этого признака относительность таксономической ценности. При наличии m, l и n признак k давал увеличение σ_I, а при их отсутствии дает уменьшение. Один и тот же признак, в зависимости от наличной комбинации других, может быть то полезен, то вреден для характеристики.

Об этой относительности говорит вся наша таблица. Признаки g и s, казавшиеся полезными вначале, оказались вредными в дальнейшем. Признак d был бесполезен при комбинации $a, b, c, e, f, g, h, i, j, k, o, p, r, s, S$, но приобрел известное значение при окончательном наборе

Таблица 8. Таксономическое значение крыловых признаков

Признаки типа $a:S$

Признаки	$\sigma_{I_{20}}$ = .2080		$\sigma_{I_{19}}$ = .2009		$\sigma_{I_{18}}$ = .1956		$\sigma_{I_{17}}$ = .1917		$\sigma_{I_{16}}$ = .1904		$\sigma_{I_{15}}$ = .1896		$\sigma_{I_{14}}$ = .1880		Признаки
	$\sigma_{I_{19}}$	$\sigma_{I_{19}}-\sigma_{I_{20}}$	$\sigma_{I_{18}}$	$\sigma_{I_{18}}-\sigma_{I_{19}}$	$\sigma_{I_{17}}$	$\sigma_{I_{17}}-\sigma_{I_{18}}$	$\sigma_{I_{16}}$	$\sigma_{I_{16}}-\sigma_{I_{17}}$	$\sigma_{I_{15}}$	$\sigma_{I_{15}}-\sigma_{I_{16}}$	$\sigma_{I_{14}}$	$\sigma_{I_{14}}-\sigma_{I_{15}}$	$\sigma_{I_{13}}$	$\sigma_{I_{13}}-\sigma_{I_{14}}$	
a	.2106	.0026	.2035	.0026	.1969	.0013	.1948	.0031	.1938	.0034	.1947	.0051	.1927	.0047	*a*
b	.2115	.0035	.2046	.0037	.1999	.0043	.1971	.0054	.1952	.0048	.1952	.0056	.1927	.0047	*b*
c	.2152	.0072	.2070	.0061	.2011	.0055	.1967	.0050	.1944	.0040	.1951	.0055	.1929	.0049	*c*
d	.2106	.0026	.2029	.0020	.1966	.0010	.1930	.0013	.1904	.0000	.1914	.0018	.1894	.0014	*d*
e	.2166	.0086	.2080	.0071	.2018	.0062	.1979	.0062	.1961	.0057	.1977	.0081	.1967	.0087	*e*
f	.2150	.0070	.2061	.0052	.1986	.0030	.1946	.0029	.1924	.0020	.1931	.0035	.1892	.0012	*f*
g	.2115	.0035	.2032	.0023	.1962	.0006	.1919	.0002	.1896	—.0008					*g*
h	.2123	.0043	.2036	.0027	.1972	.0016	.1948	.0031	.1912	.0008	.1922	.0026	.1911	.0031	*h*
i	.2145	.0065	.2069	.0060	.2022	.0066	.1978	.0061	.1960	.0056	.1948	.0052	.1962	.0082	*i*
j	.2123	.0043	.2042	.0033	.2055	.0099	.1956	.0039	.1963	.0059	.1954	.0058	.1992	.0112	*j*
k	.2026	—.0054	.1966	—.0043	.1942	—.0014	.1928	.0011	.1922	.0018	.1916	.0020	.1897	.0017	*k*
l	.2013	—.0067	.1956	—.0053											*l*
m	.2009	—.0071													*m*
n	.2018	—.0062	.1961	—.0048	.1917	—.0039									*n*
o	.2193	.0113	.2112	.0103	.2063	.0107	.2033	.0116	.1999	.0095	.2004	.0108	.2004	.0124	*o*
p	.2155	.0075	.2080	.0071	.2025	.0069	.1976	.0059	.1947	.0043	.1947	.0051	.1936	.0056	*p*
q	.2071	—.0009	.1992	—.0017	.1926	—.0030	.1904	—.0013							*q*
r	.2098	.0018	.2015	.0006	.1953	—.0003	.1917	.0000	.1905	.0001	.1907	.0011	.1916	.0036	*r*
s	.2100	.0020	.2016	.0007	.1956	.0000	.1915	—.0002	.1897	—.0007	.1880	—.0016			*s*
S	.2123	.0043	.2052	.0043	.1983	.0027	.1932	—.0015	.1916	.0012	.1898	.0002	.1928	.0048	*S*

признаков. Вообще лишь в редких случаях признак сохраняет свое значение, если меняется комбинация признаков. Мы можем легко убедиться в этом, сравнивая различные графы табл. 8.

Особый интерес представляет окончательная комбинация признаков (графа седьмая). Здесь нет ни одного лишнего или вредного признака, вследствие чего определение таксономической ценности признаков является более строгим. Базируясь на величине разностей $\sigma_{I_{13}} - \sigma_{I_{14}}$, мы можем расположить 14 признаков в порядке возрастания их таксономического значения:

$$o, j, e, i, p, c, S, a, b, r, h, k, d, f.$$

В этом ряду ценность первого члена o превышает ценность последнего f более, чем в 10 раз. Отметим кстати, что первый признак очень слабо связан со всеми остальными. Благодаря такой независимости таксономическое значение o меняется лишь слабо при различных комбинациях признаков.

Чем объяснить тот факт, что g и s, казавшиеся полезными для характеристики при первоначальных комбинациях признаков, затем оказались вредными и были исключены? Нужно думать, что их влияние на величину σ_I компенсировалось влиянием других признаков. Мы видели, что отрицательная роль s обнаружилась лишь после выключения l, m, n, а аналогичная роль признака g — после исключения еще и q.

Возникает очень важный вопрос: можем ли мы поручиться в том, что наша окончательная комбинация из 14 признаков действительно является наилучшей для характеристики? Нельзя ли, составив иную комбинацию, добиться еще меньшей величины σ_I?

Чтобы решить этот вопрос эмпирическим путем, нам пришлось бы перебрать все комбинации, которые можно составить из наших 20 признаков. Эта задача наталкивается на очень большие вычислительные трудности. Даже и те вычисления, которыми мы ограничились, потребовали очень большого труда. Тем не менее мы попробовали составить некоторые из этих комбинаций, именно, взяв те, которые по характеру коррелятивных связей казались нам сулящими некоторый успех. Однако все эти попытки дали отрицательный результат. Ясно, что таксономическая ценность той или иной комбинации признаков в конечном счете зависит от характера их коррелятивных связей, являясь некоторой функцией от коэфициентов корреляции r. Нахождение этой функции было нам, однако, не по силам.

Интересно сопоставить полученную нами величину $\sigma_I = .1880$ с данными табл. 1. В последнем случае мы брали признаки более или менее наудачу, и поэтому даже 26 признаков дали худший результат, чем избранные 14 ($\sigma_{I_{26}} = .1901$).

В качестве второго примера мы возьмем характеристику конечностей.

В табл. 9 приведены данные, относящиеся к передней конечности. Все 7 (индексных) признаков дают $\sigma_{I_7} = .3233$. Результат последовательного выключения признаков по одному приведен в первой графе таблицы. Мы видим, что роль признаков в уменьшении σ_{I_7} резко различна и много больше, чем в примере с пропорциями крыла. Прежде всего нужно отметить, что t_4 не уменьшает, а увеличивает σ_I. Другие признаки уменьшают σ_I на очень различные величины: t_5 — на .0359, а F — только на .0005, т. е. в 72 раза

меньше! Поставив признаки в порядке убывания их таксономического значения, мы получаем следующий ряд:

$$t_5,\ t_1,\ T,\ t_3,\ t_2,\ F,\ t_4.$$

После выключения «вредного» признака t_4 все прочие оказывают на σ_{I_6} уменьшающее действие (графа вторая). Из сравнения цифр обеих граф мы видим, что таксономическое значение всех признаков, кроме T, возросло. Ряд, построенный в порядке убывающего значения (t_5, t_1, t_3, t_2, T, F), отличается от предыдущего только тем, что T переместилось с третьего места на пятое.

Таблица 9. Таксономическое значение признаков передней конечности. Признаки типа $F:L$

Признаки	I		II	
	$\sigma_{I_7} = .3233$		$\sigma_{I_6} = .3205$	
	σ_{I_6}	$\sigma_{I_6} - \sigma_{I_7}$	σ_{I_5}	$\sigma_{I_5} - \sigma_{I_6}$
F	.3238	.0005	.3236	.0031
T	.3323	.0090	.3279	.0074
t_1	.3469	.0236	.3471	.0266
t_2	.3284	.0051	.3284	.0079
t_3	.3309	.0076	.3302	.0097
t_4	.3205	—.0028		
t_5	.3592	.0359	.3598	.0393

Удельный вес признаков в характеристике попрежнему очень различен, хотя и не в такой степени, как при наличии t_4.

Итак, в данном случае при наличии всего лишь 7 признаков один из них оказался не просто излишним, но и искажающим характеристику.

Таблица 10. Таксономическое значение признаков средней конечности. Признаки типа $F:L$.

Признаки	I		II		III	
	$\sigma_{I_7} = .3414$		$\sigma_{I_6} = .3280$		$\sigma_{I_5} = .3258$	
	σ_{I_6}	$\sigma_{I_6} - \sigma_{I_7}$	σ_{I_5}	$\sigma_{I_5} - \sigma_{I_6}$	σ_{I_4}	$\sigma_{I_4} - \sigma_{I_5}$
F	.3644	.0230	.3552	.0272	.3514	.0256
T	.3280	—.0134				
t_1	.3765	.0351	.3704	.0424	.3705	.0447
t_2	.3348	—.0066	.3258	—.0022		
t_3	.3549	.0135	.3435	.0155	.3490	.0232
t_4	.3507	.0093	.3354	.0074	.3451	.0193
t_5	.3660	.0246	.3584	.0304	.3606	.0348

Средняя конечность (табл. 10) дает еще более интересный результат: здесь 2 признака (T, t_2) вызывают увеличение σ_{I_7}, притом первый из них — значительное (графа первая). Выключение T сильно меняет соотношение признаков (графа вторая), но «вредное» действие t_2 остается, хотя и в ослабленной степени. Избавившись от этого признака, мы получаем окончательный результат (графа третья): все признаки уменьшают величину σ_I. Степень уменьшения неодинакова, но различия здесь не столь велики, как в случае передней конечности. Порядок убывающего таксономического значения таков:

$$t_1, t_5, F, t_3, t_4.$$

Мы выключали сначала T, затем t_2. Спрашивается, не станет ли T в отсутствие t_2 более «полезным» признаком? Мы попробовали заменить им признак t_1, вычислив σ_I для комбинации F, T, t_3, t_4, t_5. В этом случае $\sigma_{I_5} = .3720$, т. е. она гораздо больше, чем σ_{I_5} при комбинации F, t_1, t_3, t_4, t_5.

Таблица 11. Таксономическое значение признаков задней конечности. Признаки типа $F:L$

Признаки	I		II	
	$\sigma_{I_7} = .3386$		$\sigma_{I_6} = .3248$	
	σ_{I_6}	$\sigma_{I_6} - \sigma_{I_7}$	σ_{I_5}	$\sigma_{I_5} - \sigma_{I_6}$
F	.3248	—.0138		
T	.3569	.0183	.3410	.0162
t_1	.3432	.0046	.3422	.0174
t_2	.3531	.0145	.3415	.0167
t_3	.3459	.0073	.3317	.0069
t_4	.3596	.0210	.3423	.0175
t_5	.3553	.0167	.3426	.0178

Рассмотрим, наконец, заднюю конечность (табл. 11). Здесь один признак (F) увеличивает σ_I (графа первая). После его выключения все признаки оказываются уменьшающими σ_I. При этом роль 5 признаков (T, t_1, t_2, t_4, t_5) приблизительно одинакова—разность $\sigma_{I_5} - \sigma_{I_6}$ колеблется здесь в узких пределах, от .0162 до .0174. Значение же признака t_3 значительно ниже. Располагая признаки в порядке убывания их таксономической ценности, мы получаем следующий ряд:

$$t_5, t_4, t_1, t_2, T, t_3.$$

Сравнивая результаты, полученные для разных конечностей, мы замечаем, что таксономическое значение признаков меняется от случая к случаю. Во всех трех случаях нам пришлось выключать разные признаки. В среднем же наибольшее значение имеет признак t_5, занимающий первое или второе место в ряду. За ним следует t_1. Остальные признаки имеют гораздо меньшее значение, причем на последнем месте стоит T.

Итак, наш второй пример подтверждает первый. Неравноценность признаков и относительность их таксономического значения выступают здесь столь же резко, если не более, чем в первом примере.

Анализ таксономической ценности признаков, который мы выполнили в предыдущих главах, позволяет рассмотреть проблему исчерпывающей характеристики индивида на более высоком уровне.

Разбирая какой-нибудь орган с таксономической точки зрения и используя ряд признаков одной категории (пропорции крыла, конечностей), мы убеждаемся в том, что уже некоторая часть этих признаков позволяет исчерпать все элементы независимости. Даже при очень небольшом числе их остальные либо ничего не прибавляют к точности характеристики, либо уменьшают ее, искажая правильное представление о существующем сходстве индивидов.

Но ведь и в пределах одного органа возможны разные категории признаков. Как мы видели в третьей главе, привлечение большего числа признаков, характеризующих тоже пропорции крыла, дает значительно меньшую величину σ_I, чем наши избранные 14 признаков. Правда, мы получили, в конце концов, остановку уменьшения σ_I. Но в пределах того же органа мы могли бы взять признаки иного порядка, например, толщину крыловых жилок. Эти признаки, разумеется, будут очень сильно связаны с размером крыла, но в то же время они в какой-то мере будут и независимы от него. Нужно думать, что привлечение новой категории признаков позволит добиться хотя бы некоторого уменьшения σ_I, а это будет равносильно более совершенной характеристике.

Характеризуя индивидуальные особенности конечностей, мы можем привлечь такую группу признаков, как величину, количество и расположение щетинок (хет). По всей вероятности, эти признаки будут лишь частично связаны с пропорциями частей ноги и, таким образом, увеличат точность таксономической характеристики. Наконец, и окраска конечностей дает некоторые индивидуальные вариации.

Таким образом, считая полученную нами характеристику крыла исчерпывающей, мы должны иметь в виду, что исчерпаны лишь особенности пропорций жилкования крыла.

Наша главная задача заключается сейчас не в составлении исчерпывающей характеристики какого-либо органа, а в том, чтобы доказать ее возможность. Очевидно, что категории признаков, которые мы можем использовать, ограничены в своем числе, не говоря уже о том, что признаки разных категорий в той или иной степени связаны друг с другом. Мы не можем найти в пределах органа бесконечно большое число категорий признаков.

Учитывая, что число признаков каждой категории, нужных для исчерпывающей характеристики, является ограниченным и что количество таких групп тоже конечно, мы получаем сумму конечных чисел. Следовательно, для исчерпывающей характеристики органа по всем категориям признаков нам нет нужды обращаться к бесконечности. Но это и означает реальную возможность такой характеристики.

До сих пор мы говорили о характеристике отдельного органа. Однако индивидуальные особенности не обязаны отразиться полностью в каком-либо одном органе. Учитывая с целью исчерпывающей характеристики индивида все его органы, не рискуем ли мы все же столкнуться с бесконечностью?

Это опасение неосновательно. Число органов конечно. В данном случае исключается произвол, который имеет место при выборе отдельных признаков органа: здесь мы ограничены определенным числом конструктивных элементов организма. Ввиду того, что число органов конечно, а количество таксономически «полезных» признаков каждого из них тоже ограничено, мы опять получаем сумму конечных чисел и снова избегаем бесконечности.

Рассматривая индивидуальный организм как сочетание известного количества органов и сравнивая его с другими индивидами той же группы, мы встаем перед дилеммой: являются ли органы, взятые в целом, коррелятивно связанными или же они независимы друг от друга? Естественно, что и здесь нас интересует прежде всего таксономическая сторона вопроса. В случае полной независимости органов мы должны были бы при таксономической характеристике индивидов подбирать признаки так, чтобы они «представляли» органы в общей характеристике. Другими словами, мы имели бы такой же случай, как тот, когда орган состоит из некоторого числа зон, независимых друг от друга.

Если же органы связаны, то вопрос о представительстве их теряет свое значение.

Как решить эту дилемму? Существующие методы установления корреляции сводятся к тому, что мы ищем связь между двумя признаками или же (множественная корреляция) рассматриваем, какие значения принимает $(n+1)$-й признак при различных комбинациях значений группы из n признаков. Конечно, мы можем брать попарно признаки других различных органов и таким образом судить о степени связанности последних. Однако это сравнение будет столь же произвольным, сколь и выбор пар признаков.

На основе принципа исчерпывающей характеристики мы можем получить объективное решение данного вопроса. Для этого нам нужно иметь исчерпывающие характеристики обоих сравниваемых органов, следовательно, определить набор признаков, таксономически ценных. Взяв далее характеристики наших N индивидов по обоим органам ($I_1, I_2, I_3, \ldots, I_N$ и $I'_1, I'_2, I'_3, \ldots, I'_N$), мы получим два ряда вариантов, которые и будем сравнивать почленно, т. е. I_1 с I'_1, I_2 с I'_2, ... и т. д. Коэфициент корреляции определится совершенно так же, как и при наличии вариантов, взятых по двум обычным признакам. Достаточно большое значение вычисленного таким способом коэфициента r покажет нам, что атипическое строение одного органа связано с атипическим же строением другого. Отсутствие же связи будет означать, что эти органы, взятые как целое, в своем изменении от индивида к индивиду дают совершенно случайные комбинации.

Мы выполнили несколько таких вычислений для нашей пробной группы *D. plumipes*. В качестве вариантов первого признака мы взяли ряд I_{14}, полученный нами ранее на основе использования 14 избранных признаков крыла, разобранных в предыдущей главе. Вариантами второго признака у нас были I_6, вычисленные по 6 избранным признакам передней конечности.

Корреляция обоих признаков оказалась практически равной нулю: $r = .036 \pm .100$. Этот результат показывает, что пропорции крыла изменяются независимо от пропорций передних конечностей. Атипическое строение крыла индивидов нашей группы может одинаково часто сочетаться с типичным и с атипичным строением этих конечностей.

К иному выводу нас приводит сравнение конечностей между собой, выполненное аналогичным образом.

Корреляция передних и средних конечностей выражается величиной $r = .362 \pm .087$, а корреляция средних и задних — $r = .331 \pm .089$.

Таким образом, между конечностями, взятыми как целое (точнее, между их пропорциями), существует вполне реальная, хотя и невысокая, связь: уклонение от типа в строении одной конечности влечет за собой до некоторой степени аналогичное отклонение и другой.

Полученные результаты не позволяют нам принять независимость органов как общий случай. Но это означает также, что при вычислении исчерпывающей характеристики не приходится составлять ее из признаков, равномерно представляющих каждый орган. Таксономическая характеристика должна опираться на признаки индивида, независимо от органов, а изменение σ_I покажет, какие из них являются излишними, какие — «вредными».

По поводу нашего утверждения, что число органов конечно и устанавливается вполне объективно, можно заметить следующее: не всегда понятие органа как составной части организма является определенным. Мы можем произвольно сужать и расширять это понятие: то, что один считает органом, другой может рассматривать как совокупность органов.

На это можно возразить, что такое дробление понятия всегда имеет границу. С другой стороны, если брать органы более дробно, то и корреляция между ними окажется сильнее, а это означает более быстрое исчерпание элементов независимости. Следовательно, таксономическая проблема от этого не усложняется.

Несколько лет назад я предложил понятие признака-индикатора (7), которое затем было принято Терентьевым в его работах (13—15). В основе понятия лежит та мысль, что некоторые признаки имеют максимальное таксономическое значение и поэтому могут заменять целые группы признаков малоценных. В то время я понимал это следующим образом.

Представим себе группу коррелятивно связанных признаков. Каждый из этих n признаков характеризуется неодинаковой степенью связи с остальными $(n-1)$. Имея все попарные коэфициенты корреляции, мы можем найти для каждого признака j среднюю тесноту связи его с остальными, беря в качестве показателя среднюю величину (M_r) из r_{ja}, r_{jb}, r_{jc}, ... Признаком-индикатором будет тот, который характеризуется наибольшим значением M_r, ибо он с наибольшей точностью позволяет восстановить размер отклонения каждого из остальных признаков от соответствующей средней. Таксономическая ценность такого индикатора очевидна.

От самой идеи индикатора мы не отказываемся и теперь, ибо таксономическая проблема действительно заключается в «индикации»: от бесконечно большого числа возможных признаков нам нужно перейти к ограниченному их количеству, которое вполне заменило бы все остальные признаки. Однако предложенное нами ранее определение и использование индикатора мы теперь считаем несовершенным. В самом деле, в основе предлагавшейся нами тогда операции лежит опять-таки концепция зональности и представительства этих зон в характеристике. Принятие зон наталкивает нас, как было показано выше, на затруднения, вытекающие из фактического распределения коррелятивных связей. Поскольку мы не можем принять независимость зон и даже самих органов, нам приходится констатировать и исчерпывать элементы независимости другим путем, путем применения критерия σ_I. Индикаторами будут как раз те признаки, которые максимально уменьшают величину σ_I, т. е. по возможности не зависящие друг от друга. В отдельных же случаях, когда зональность достаточно сильно выражена, совокупность признаков, которые представляют зоны, может дать сравнительно хороший результат. Однако полученная таким путем характеристика не будет совершенной.

Все сказанное относится к проблеме индикаторов внутривидового порядка, т. е. к характеристике особей. Позднее (9) мы выдвинули аналогичную проблему для высших категорий, после чего она в интересной форме была разработана Беклемишевым (1). Поскольку

в настоящей работе мы рассматриваем лишь строение вида, мы воздержимся пока от анализа этого важного вопроса.

В заключение мы должны вернуться к работе Терентьева (14), о которой уже упоминалось выше. Автор ее высказывает ряд здравых мыслей о задачах систематики, как самостоятельной дисциплины, а в специальной части задается целью разрешить вопрос о выборе таксономически ценных признаков.

Справедливо полагая, что суть вопроса заключается в анализе связи признаков, Терентьев подробно разбирает закономерности распределения корреляций у *R. ridibunda*. В основу своего анализа он кладет наше понятие признака-индикатора—в более разработанной и усовершенствованной форме.

Концепция автора такова. Истинными таксономическими признаками являются лишь индикаторы, набор которых составляет «таксономический коэфициент». Как мы уже говорили в 6-й главе, эти признаки служат у него представителями корреляционных плеяд. Метод парциальной корреляции используется автором для обнаружения этих плеяд. Например, исключая признак длины тела (индикатор), автор выделяет плеяду из 10 «скелетных» признаков. Для этого десятка вновь находится индикатор, по исключении которого путем применения парциальной корреляции плеяда расчленяется на две меньшего объема («Kopf»-Plejade из 4 признаков и «Extremitäten»-Plejade из 3 признаков; прочие 2 признака теряют свою связь с остальными). Автор не производит дальнейшего расчленения плеяд, повидимому, в силу исчерпания запаса признаков. Однако логически ясно, что эта операция может осуществляться и далее и что всегда найдутся признаки, связанные друг с другом сильнее, чем с прочими.

Терентьев не указывает, каким образом его анализ корреляций и расчленение плеяд должно использовать для таксономической характеристики. Если для нее использовать только признаки-индикаторы, то что же делать с теми признаками, которые по исключении индикаторов оказываются несвязанными? Пренебречь ими означало бы явную ошибку. Если же их учитывать, то по мере дробления плеяд к ним должны присоединяться все признаки, кроме индикаторов. При неограниченном возрастании числа признаков их число должно быть бесконечно велико. Но при этом условии и количество индикаторов тоже будет стремиться к бесконечности. Следовательно, мы будем лишены возможности дать исчерпывающую характеристику, и основная проблема останется нерешенной.

Подчеркивая здесь интерес работы Терентьева, мы вправе ждать от автора разъяснения всех этих вопросов.

9. КОНСТРУКЦИЯ ВИДА

Результаты, полученные нами в предыдущих главах, позволяют решить вопрос, поставленный в заглавии,—о конструкции вида с таксономической точки зрения. Как мы видели, эта проблема сводится к установлению закономерностей сходственных отношений, существующих внутри вида, а сходство мы условились определять в единицах видового типа, посредством величины I.

Допустим, что числа I определены так, что они представляют собой исчерпывающие характеристики особей нашего вида. Наша задача будет состоять в том, чтобы найти функцию распределения I, — иными словами, написать уравнение вида.

Можно было бы найти видовое уравнение следующим образом. Если нам известны средние квадратические отклонения n признаков, а также связывающие их корреляции (попарные коэфициенты r и

вычисленные на основании их коэфициенты множественной корреляции R), то мы можем найти вероятность любой системы отклонений n признаков от соответствующих средних арифметических. Эта функция будет поверхностью n измерений (по числу взятых признаков), нормальной или уклоняющейся от нормальной, смотря по характеру распределения отдельных признаков и их связей. Поскольку каждый индивид можно рассматривать как систему коррелятивно связанных отклонений от видового типа, наша функция позволяет определить вероятность любого индивида. Но на основании знания вероятностей можно сказать, каков будет состав вида: сколько индивидов того или иного типа мы можем ожидать во взятой нами пробной группе.

К этому способу нужно сделать следующее критическое замечание. Применяя его, мы произвольно выбираем признаки, не считаясь совсем или считаясь недостаточно строго с тем, насколько избранные признаки действительно способны характеризовать отдельные индивиды. Выход из этого положения совершенно очевиден. Нам нужно взять такой набор признаков, который способен дать исчерпывающую характеристику индивидов. В этом случае наша функция распределения дает действительно строгое решение вопроса о составе или конструкции вида.

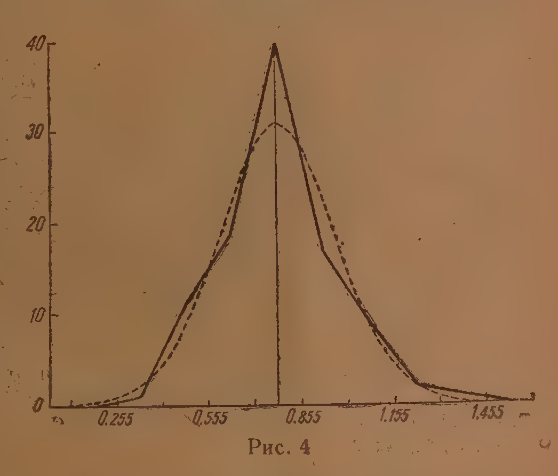


Рис. 4

Видовое уравнение такого типа в полной мере учитывает все избранные признаки, не лишая их индивидуальности. Кроме того, оно учитывает и знак отклонения в каждом отдельном признаке. Не умаляя ценности такого решения вопроса, мы можем иметь в виду и другое,—в форме закона распределения чисел I.

В этом случае мы отвлекаемся от отдельных признаков и от знака отклонений—речь идет лишь о средней удаленности индивидов от видового типа, и наша функция должна дать вероятность той или иной величины I.

Каково же в действительности распределение чисел I? Мы можем решить этот вопрос эмпирически, использовав наш материал по *Dolichopus plumipes*. В качестве примера мы возьмем распределение I_{14}—чисел, которые представляют собой характеристики индивидов нашей группы по 14 избранным признакам крыловых пропорций.

Мы видели, что среднее квадратическое отклонение этого ряда ($\sigma_{I_{14}}$) равно 0.1880, Величина вариантов колеблется от 0.38 до 1.39. На рис. 4 приведены полигон частот ряда и соответствующая $\sigma = 0.1880$ нормальная кривая распределения.

На первый взгляд эмпирическая линия кажется эксцессивной. Однако вычисление эксцесса дает незначительную по сравнению с ошибкой величину:

$$ex = .2704 \pm 4899.$$

Несколько сильнее выражена асимметрия:

$$as = .3456 \pm .2449.$$

В общем же наша эмпирическая линия не отличается сколько-нибудь значительно от нормальной кривой.

Итак, наибольшую часть пробной группы составляют особи, среднеудаленные от типа, или умеренно типичные. Меньше всего особей резко атипичных или, наоборот, сильно приближающихся к типу.

Такая картина получается благодаря тому, что мы брали абсолютные величины отклонений особей в отдельных признаках. Если бы мы учитывали алгебраические суммы, то происходило бы взаимное уничтожение положительных и отрицательных отклонений, и максимальное количество особей группировалось бы около видового типа. Однако, если мы ставим вопрос о точном определении сходства особей с типом, нам становится безразличным, в каком направлении отклоняются особи: нас интересует лишь степень отклонения, степень типичности.

Аналогичный результат получился и для распределения I, вычисленных по избранным (см. выше) признакам пропорций конечностей.

Характеристики, выражаемые числами I, хотя и являются исчерпывающими, но лишь для определенных категорий признаков некоторых органов. Спрашивается, каково же распределение чисел I, найденных как истинные исчерпывающие характеристики,—с учетом всех таксономически ценных признаков.

Нами было достаточно показано в предыдущих главах, что такие характеристики должны оставить в силе индивидуальные различия в степени типичности. Мы доказали, что закономерность, утверждавшаяся Heincke,—равная типичность индивидов одной расы—не имеет места в действительности, поскольку существуют корреляции, а число независимых признаков ограничено. Сохраняющаяся при любом числе таксономически ценных признаков изменчивость особей, очевидно, будет тоже подчиняться закону нормального распределения. (Дело в принципе не изменится, если мы в отдельных случаях будем получать какую-либо вариацию нормальной кривой Гаусса.)

Этот вывод с необходимостью вытекает из того факта, что в пределах особи отклонения комбинируются до известной степени случайно. Элементы независимости признаков, которые мы стремимся исчерпать в наших характеристиках, являются порукой в том, что и распределение индивидов по степени типичности будет в значительной степени регулироваться законом Гаусса.

Наш анализ таксономических признаков необходимо дополнить еще следующими соображениями.

Составляя характеристику или описание особи, мы принуждены опираться на какие-то отдельные свойства ее морфологических и функциональных компонентов или на некоторые элементы отношения особи к окружающей ее обстановке, физической и биотической. Это и есть признаки. Было бы нелепостью считать, что индивид «состоит» из признаков. Напротив, признаки надо рассматривать как различные проявления индивидуальной сущности.

Поскольку же выбор признаков всегда в известной мере произволен, мы не можем избежать в своих описаниях элемента субъективности, а это на первый взгляд ставит под знак вопроса ценность составляемых характеристик. Но эта опасность—кажущаяся. Доказанная нами возможность исчерпывающей характеристики особи полностью ее аннулирует. Дело не в том, какие признаки мы избираем, главное—как их брать. Основная задача есть исчерпание всех элементов независимости при помощи критерия σ_I. Мы можем достичь этой цели разными средствами, используя различные признаки. Нетрудно представить себе две группы признаков одинакового

таксономического значения: каждая из них дает исчерпывающую характеристику особи. Таким образом, несмотря на субъективизм в выборе признаков, возможно вполне объективное решение проблемы.

10. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Принцип исчерпывающей характеристики дает возможность точного определения степени сходства. Благодаря этому мы можем дать строгую оценку строения систематических групп. Разумеется, наш принцип применим не только к элементарному виду или расе, но и к группам высшего порядка. Это применение требует, однако, дальнейшей разработки вопроса, так как, восходя от элементарных групп к высшим, мы сталкиваемся с новыми специфическими проблемами.

Достаточно указать на то, что вариантом высшей группы является уже не индивид, а некоторая средняя—видовой, родовой и т. д. тип. Затем в этих группах часто приходится иметь дело с качественными отличиями вариантов, которых нам не пришлось учитывать при анализе вида. Несмотря на это усложнение, принцип исчерпывающей характеристики вполне применим и здесь.

Познание закономерностей строения систематических категорий, помимо самодовлеющего значения, не может остаться без влияния для различных отраслей биологии, имеющих дело с систематическими единицами. Но ведь совершенно очевидно, что в них заинтересованы все биологические дисциплины.

Основа точного определения сходства есть правильный выбор признаков—вопрос, которому мы и посвятили большую часть нашего исследования. Без разрешения этой проблемы мы не можем ожидать прогресса систематики.

В недооценке этого обстоятельства мы видим основной недостаток предложенного К. Пирсоном «коэфициента расового сходства» (5). Этот коэфициент, позволяющий устанавливать степень сходства двух рас, выводится автором на основании предположения о независимости различных признаков друг от друга, а применяется без всякого учета существующих между ними корреляций как Пирсоном, так и его многочисленными последователями. В результате такого применения коэфициента получается искаженная картина сходства, и главное здесь то, что мы не можем судить о размерах этого искажения. Наш метод исчерпания элементов независимости свободен от такого недостатка.

Практика применения σ_I, конечно, требует разработки, на что мы уже указывали выше. Чисто эмпирическое испробование различных комбинаций признаков с точки зрения оценки величины σ_I наталкивается на очень большие технические трудности. Впрочем, они значительно меньше при исследовании систематических групп высшего порядка, что мы надеемся показать в следующей статье.

Принцип исчерпывающей характеристики на практике приводит нас к составлению совершенных диагнозов.

Всякая наука, имеющая надобность в систематизации объектов, образующих естественные группы, не может обойтись без помощи таких диагнозов. Таким образом, для нашего принципа открывается широкое поле применения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Beklemischev W., Zool. Jahrb., Abt. Syst., 54, 1927.—2. Heincke F., Naturgeschichte des Herings, 1898.—3. Ильин Н., Тр. Лабор. эксп. биол. Моск. зоопарка, 4, 1928.—4. Любищев А., Изв. Биол. ин-та Пермск. гос. унив., 2, 1923.—5. Pearson K., Biometrika, 18, 1926.—6. Смирнов Е., Русск. зоол. журн., 3, 1923.—

7. Он же, Докл. Росс. акад. наук, 1924.—8. Smirnov E., Zool. Anzeiger, 61, 1924.—9. Он же, Ztschr. ind. Abst.-lehre., 37, 1925.—10. Он же, Biol. Generalis, 2, 1926.—11. Он же, Ztschr. ind. Abst.-lehre, Suppl., 2, 1928.—12. Smirnov E. u. Zhelochovtsev A., Ztschr. wiss. Zool., 135, 1929.—13. Терентьев П., Русск. гидробиол. журнал, 7, 1928.—14. Terentjev P., Biometrika, 23, 1931.—15. Терентьев П., Изв. Акад. наук СССР, 1936.

SPECIES CONSTRUCTION FROM A TAXONOMIC POINT OF VIEW

by Eugen Smirnov

Institute of Zoology, Moscow State University

The taxonomic problem of a species consists in finding those regularities which govern the resemblance of individuals. With this purpose in view, the author analyses by means of biometrical methods characters peculiar for the structure of the wing and legs of a dipterous insect, *Dolichopus plumipes*, Scop.

The greatest difficulty in solving the problem named arises from the presence of infinite number of characters, which naturally renders impossible an accurate evaluation of similarity among the individuals of the species. The author overcomes the above difficulty by using the principle of exhaustive characteristic advanced by him. The idea of the character exhaustion serves as a base of that principle.

The author demonstrates that the number of taxonomically valuable characters instead of being infinite is limited by a comparatively small quantity. In case of detection and utilisation of those characters (for which a special method is offered), all other properties of individuals will be either tautological or distorting the real aspect of similarity.

By using his method, the author establishes the fact that the distribution of individuals according to the degree of their conformity to the type submits to Gauss' law of normal distribution. At the same time the largest number of individuals is formed of those which belong to the medial type, while individuals, characterised by a maximal and minimal distance from the specific type are seen to occur in an insignificant number.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 3

ПРОБЛЕМА ОПТИМАЛЬНОГО УЛОВА

Г. Ф. Гаузе

Из лаборатории экологии Института зоологии МГУ

Несомненно, что постановка многих исследований над динамикой популяций животных связана в первую очередь с тем большим народно-хозяйственным значением, которое эти исследования могут иметь для вопросов пушного дела, рыбного хозяйства и многих других отраслей. Значительная часть экологических работ как раз и посвящена разрешению этих специальных проблем. Однако с практической точки зрения наиболее существенным является следующий вопрос: каким образом организовать наиболее рациональное хозяйственное использование данной популяции животных таким образом, чтобы выход продукции, или, иными словами, улов животных, являлся бы максимальным и устойчивым? Конечно, эколог всегда ставит перед собой и более отдаленную задачу: путем изучения биоценотических отношений выявить наиболее напряженные участки пищевых или каких-либо иных зависимостей и добиться такой качественной перестройки биоценоза, чтобы выход продукции, являющийся «максимальным» в данный момент, был бы через некоторое время перекрыт новой, еще более высокой величиной. Но, несмотря на эту основную задачу, эколог должен научиться отвечать и на более узкий практический запрос: какую максимальную устойчивую продукцию мы можем получить в данный момент, при данной структуре биоценоза?

На актуальность этого вопроса указывает ряд статей, опубликованных в нашей советской зоологической литературе. Многие авторы пытаются наметить практический способ расчета роста численности стада и подойти с этой точки зрения к вопросу о наиболее рациональных мероприятиях при отстреле ценных пушных зверей в заповедниках и т. д. Те работы, которые ведутся у нас в Союзе С. А. Северцовым и А. Н. Формозовым, делают возможным определение в ряде случаев, хотя бы в форме самого первого приближения к действительности, некоторых показателей размножения животных, необходимых для таких расчетов. Таким образом, вопрос о практическом определении оптимального улова достаточно назрел, и он должен быть подвергнут специальной экологической разработке.

Занимаясь экспериментальной работой в этом направлении, мы столкнулись с работами норвежских авторов над проблемой оптимального улова (Hjort, The optimum Catch, Hvalradets Skrifter, Nr. 7, Essays on population, Oslo 1933) и хотели бы в настоящей статье критически рассмотреть некоторые методы исследования, применяемые школой Хьорта. С теоретической стороны к проблеме оптимального улова следует подходить с точки зрения современного учения о популяциях животных. Известно, что при росте популяции на какой-либо территории или в каком-либо заповеднике скорость роста, прирост (в единицу времени), сперва возрастает, затем достигает максимума и, наконец, понижается, так как начинает сказываться

неблагоприятный эффект большой плотности популяции, превысившей оптимальную величину. Если мы теперь зададимся целью сохранять популяцию приблизительно стационарной, вылавливая лишь количество животных, соответствующее общему приросту, то мы увидим, что при разных плотностях популяции наши уловы будут неодинаково велики. Если плотность популяции велика и прирост меньше максимального, то наибольший улов, возможный при сохранении стационарной популяции, будет невелик. Нам выгодно таким образом разредить животных, чтобы плотность популяции снизилась приблизительно до половины насыщающей данный биоценоз плотности популяции, так как в это время имеет место наибольший прирост, и, изымая его, мы получим максимальный возможный устойчивый улов. Если же мы плотность популяции разредим еще больше, то прирост снизится, и соответственно снизится максимальный возможный устойчивый улов.

Если с теоретической стороны вопрос об оптимальном улове не вызывает особых сомнений, то при применении этих положений на практике мы обычно встречаемся с рядом затруднений. Каковы запасы животных в природе, или, иными словами, каковы величины тех популяций, с которыми мы имеем дело, и в каком отношении к этим популяциям находятся получаемые нами уловы? Очевидно, что для практического подхода к вопросу об оптимальном улове эти данные имеют существенное значение, и в связи с этим мы и хотели бы критически разобрать здесь методы, которыми при таких расчетах пользуется школа Хьорта.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВЕЛИЧИНЫ УМЕНЬШАЮЩЕЙСЯ ПОПУЛЯЦИИ ЖИВОТНЫХ

Один из простых методов расчета величины популяции диких животных на основании данных об их отстреле или об их отлове был предложен Геландом (Heland) для определения числа бурых медведей (Ursus arctos) в Норвегии. В табл. 1 приведено среднее число медведей, убитых в Норвегии, по пятилетним периодам.

Таблица 1

Годы	Среднее число убитых медведей в год	Годы	Среднее число убитых медведей в год
1846—1850	265	1881—1885	99
1851—1855	210	1886—1890	82
1856—1860	222	1891—1895	63
1861—1865	196	1896—1900	39
1866—1870	143	1901—1905	41
1871—1875	100	1906—1910	24
1876—1880	148	—	—

Можно предположить, что между общей величиной популяции медведей и числом убитых животных существует определенное соотношение (если не происходило резких изменений в интенсивности охоты), так что уменьшение вдвое числа убитых медведей в первом приближении свидетельствует о том, что популяция медведей также уменьшилась вдвое.

Если B — число медведей, убитых за один год, и b — число убитых через n лет, то процент p, на который ежегодно уменьшалась популяция медведей, может быть найден из формулы:

$$b = B\left(1 - \frac{p}{100}\right)^n.$$

Для расчетов может быть использована любая пара чисел. Так, в 1906—1910 гг. было убито 122 медведя, в среднем 24 в год, причем эта средняя цифра должна быть приписана середине рассматриваемого периода, т. е. 1908 г. В 1846—1850 гг. было убито 1324 медведя со средней годовой цифрой 265, которую следует приписать 1848 г. Между этими двумя наблюдениями прошло 60 лет, и, подставляя эти числа в вышеприведенную формулу, мы получаем выражение:

$$122 = 1\,324\left(1 - \frac{p}{100}\right)^{60}.$$

На основании этого выражения процент ежегодного снижения улова, который Геланд считает пропорциональным проценту ежегодного снижения численности всей популяции медведей, будет составлять 3,9.

При вычислении процента уменьшения популяции по пятилетним периодам были получены следующие цифры:

Год	Процент
1848	3,6
1853	3,5
1858	4,0
1863	4,2
1868	4,1
1873	3,5
1878	5,6
1883	5,1
1888	5,6
1893	5,7

Средний процент уменьшения популяции составляет 4,5. На основании этих данных Геланд следующим образом рассчитывает величину популяции медведей. Если в 1908 г. было убито 24 медведя, и этот отстрел привел к снижению численности всей популяции на 4,5%, то можно сказать, что общая численность популяции составляла приблизительно 530 медведей. На основании среднего процента снижения можно также сказать, что в 1911 г. будет убито приблизительно 22 медведя, и действительно, в этом году было застрелено 16 медведей.

Таблица 2

Год	Улов	Год	Улов
1900	823	1908	761
1901	1 192	1909	947
1902	1 305	1910	649
1903	1 257	1911	428
1904	983	1912	176
1905	1 014	1913	125
1906	650	1914	35
1907	843	1915	54

По поводу этих расчетов Геланду был сделан целый ряд возражений. Повидимому, вычисляемый этим путем процент ежегодного снижения численности популяции несколько ниже действительного процента снижения; кроме того, он не учитывает наличия на территории Норвегии нескольких, не связанных друг с другом популяций медведей, численность которых может изменяться несогласованно друг с другом.

Хьорт (1933) применил этот способ расчета к данным китобойного промысла; при этом он его значительно детализировал и путем многократных сопоставлений с фактическими наблюдениями подошел к оценке степени надежности получаемых этим путем цифр.

Заметное снижение результатов китобойного промысла в исландских водах стало наблюдаться после 1902 г.; в табл. 2 приводится среднее число китов, добытых по отдельным годам.

Попрежнему исходя из предположения, что снижение улова свидетельствует о снижении величины популяции вылавливаемых животных, Хьорт получил следующие проценты понижения для различных лет.

Год	Процент
1903	23,07
1904	23,19
1905	25,61
1906	24,16
1907	29,08
1908	31,47
1909	37,96
1910	39,19
1911	42,15
1912	32,56
1913	34,27

Средний процент составляет 30,37. Нетрудно видеть, что процент понижения сильно колеблется из года в год, и при вычислении величины популяции китов можно пользоваться (1) как средним процентом, так и (2) процентом снижения улова, варирующим по отдельным годам. При вычислениях по этим обоим способам Хьорт получил следующие результаты.

Таблица 3

Год	Популяция		Год	Популяция	
	1-й способ расчета	2-й способ расчета		1-й способ расчета	2-й способ расчета
1902	4 293	6 014	1908	2 503	2 416
1903	4 135	5 442	1909	3 115	2 492
1904	3 234	4 237	1910	2 135	1 656
1905	3 424	4 066	1911	1 586	1 142
1906	2 138	2 686	1912	579	540
1907	2 773	2 897	1913	411	364

Ряд последующих расчетов, на которых мы остановимся в дальнейшем, показал, что второй способ вычислений дает большее приближение к действительности, чем первый. Следует также отметить, что при этих расчетах не учитывается естественное обновление популяции в результате размножения животных. В результате вычисляемый процент снижения улова оказывается слишком низким и, следовательно, вычисляемая величина популяции слишком высокой. Для устранения этого недостатка были предложены некоторые другие способы расчета численности популяции китов на основании данных о возрастном составе популяции.

Третьим объектом, на котором был испытан расчет величины популяции по методу Геланда, является палтус, вылавливаемый английскими рыбаками в южной части Северного моря; относительно уловов этого последнего существуют весьма обширные статистические данные. Обычно ловятся только «большие палтусы», к которым относятся особи, достигнувшие четырехлетнего возраста. Следует отметить, что уловы палтуса значительно снизились в

1920—1925 гг., в последующем же они держались на приблизительно постоянном уровне. Наиболее вероятное объяснение этой закономерности сводится к тому, что при устойчивых уловах последующих лет происходило как раз изъятие тех особей, которые переходили в категорию «больших палтусов» из более молодых возрастных стадий, после того как популяция палтусов, разросшаяся, благодаря отсутствию рыболовства в Северном море, в военное время, была сильно разрежена рыболовами. Очевидно, что уровень, к которому приближаются уловы, в этом случае будет составлять определенный процент от годичного пополнения популяции подростом. Естественно, что этот уровень может снизиться еще дальше, если изъятие более молодых возрастных групп станет более интенсивным. Процент годичного снижения уловов в случае палтуса составлял:

Год	1920	1921	1922	1923	1924
%	54,9	52,5	54,7	58,2	68,5

Пользуясь фактическим процентом снижения улова, Хьорт вычислил популяции «больших палтусов» по методу Геланда, и его результаты приводятся нами в табл. 4. Поскольку метод Геланда связан с рядом допущений, интересно проконтролировать его каким-либо другим способом. Если справедливо, что устойчивые уловы «больших палтусов» в 1926—1931 гг. могут рассматриваться как константные части от ежегодных добавлений рыб молодых возрастных групп к популяции «больших палтусов», то можем вычислить популяции для всех лет ранее 1926 г. (принимая для 1926 г. средний годичный улов за 1926—1931 гг., который составляет 9,903 центнера). Та часть, на которую улов данного года (за 1920—1924 гг.) превосходит 9,903, может рассматриваться как константный процент (57,8%) снижения популяции, накопившейся за время войны[1]. При расчете величины популяции по этому способу Хьорта, так же как и по способу Геланда, были получены в общем близкие результаты (табл. 4). Таким образом, у нас есть основания предполагать, что эти расчеты довольно близки к действительности.

Таблица 4. Запасы популяции «больших палтусов» в южной части Северного моря, вычисленные по способу Геланда (1) и по способу Хьорта (2), в центнерах

Год	1	2
1920	349 534	328 433
1921	145 444	146 267
1922	84 687	79 812
1923	50 261	43 357
1924	30 115	24 003

[1] Эта часть расчетов изложена в работах Хьорта крайне неясно, и она может быть подвергнута критике на следующем основании. Хьорт считает, что систематическое снижение уловов в 1920—1924 гг. (см. выше) является результатом не вообще отлова (так как отлов ежегодного подроста популяции «больших палтусов» привел после 1926 г. к устойчивым уловам), а лишь отлова «запасов», накопившихся во время войны. Поэтому процент ежегодного снижения уловов в 1920—1924 гг. должен быть поставлен в связь не с общим уловом, а лишь с превышением улова данного года над «устойчивым» уловом (9,903 центнера). Если так, то почему пользоваться при расчетах средним процентом снижения популяции (57,8%), а не фактическими процентами понижения по отдельным годам? Однако в первом приближении к действительности оба эти метода расчета величины популяции должны дать близкие результаты.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВЕЛИЧИНЫ ПОПУЛЯЦИИ НА ОСНОВАНИИ ИССЛЕДОВАНИЯ ЕЕ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА

Этот подход к определению запасов животных в природе был разработан Хьортом применительно к данным китобойного промысла. При расчетах он исходил из следующих допущений:

1. Число самок китов равно числу самцов.
2. Животные достигают зрелости в возрасте двух лет.
3. Начиная с этого возраста, животные рассматриваются как равноценные в отношении плодовитости и подверженности убою.
4. Каждая самка приносит детенышей через год.
5. Естественная смерть животного не принимается во внимание (см. ниже).
6. Ловятся только половозрелые животные (в возрасте двух лет и старше).
7. Изучаемая популяция является ограниченной, т. е. как эмиграция, так и иммиграция отсутствуют.

В дальнейшем будет обращено внимание на следующие возрастные группы в популяции:

1. Половозрелые животные (в возрасте свыше двух лет).
2. Возрастная группа 1 — 2 года.
3. Возрастная группа 0 — 1 год.

Предположим, что в какой-нибудь определенный год, до начала китобойного промысла в этом году, популяция китов обладает уровнем K, т. е. состоит из K животных, распределенных следующим образом по трем возрастным группам:

1. Половозрелые животные . . . . $k.K$
2. Возрастная группа 1 — 2 года . . . . $l.K$
3. Возрастная группа 0 — 1 год . . . . $m.K$.

В соответствии с допущением (6) китобойный промысел затрагивает только группу половозрелых животных, и улов может быть выражен следующим образом: $x. k. K$. В каком соотношении три интересующих нас возрастных группы будут представлены в популяции на следующий год? Очевидно, что группа «зрелых животных» будет состоять из тех, которые существовали в предшествующем году ($k.K$), минус число пойманных животных ($x.k.K$) и плюс подрост из предшествующей возрастной группы ($l.K.$).

Иными словами,

$$kK + lK - xkK = kK\ (1 - x) + lK.$$

Число новорожденных животных на следующий год будет таково. Так как каждая вторая самка приносит детеныша, то число рождений будет составлять $^1/_4$ часть от числа взрослых непойманных животных:

$$^1/_4\ (kK - xkK) = {}^1/_4\ kK\ (1 - x).$$

Следующая таблица показывает число животных в каждой из трех возрастных групп на протяжении двух лет:

	1-я группа	2-я группа	3-я группа	Улов
1-й год	$k.K$	lK	mK	$x.k.K$
2-й год	$kK(1-x)+lK$	mK	$^1/_4kK(1-x)$	

Можно видеть, что численность популяции на второй год и ее распределение по возрастным группам зависят от величины k, l, m и x. Следовательно, для того чтобы, несмотря на отлов, популяция сохранялась стационарной, т. е. между численностью возрастных групп сохранялось бы устойчивое соотношение, между величиной k. l, m и x должны существовать также определенные соотношения.

которые могут быть вычислены. Условие устойчивости популяции может быть записано как равенство генетически связанных друг с другом возрастных групп.

$$kK = kK\,(1 - x) + lK,$$
$$lK = mK$$
$$mK = {}^1/_4\ kK\,(1 - x).$$

Кроме того, мы знаем, что $k + l + m = 1$. Из этих четырех уравнений могут быть определены четыре неизвестных величины:

$$k = {}^5/_7,\ l = m = {}^1/_7\ \text{и}\ x = {}^1/_5.$$

Иными словами, интересующая нас популяция китов такого состава:

1. Половозрелые животные . . . . $^5/_7\ K$
2. Возрастная группа 1—2 года . . . . . . $^1/_7\ K$
3. Возрастная группа 0—1 год . . . . $^1/_7\ K$,

не будет уменьшаться в своей численности и в своем составе, если ежегодно вылавливается $^1/_5$ часть половозрелых животных. Мы можем теперь поставить вопрос таким образом: какой минимальной величиной должна обладать популяция китов, чтобы не снизиться в результате ежегодного отлова Q животных? Минимальная величина всей популяции (K) в этом случае будет:

$$^5/_7\ K = 5Q,\ \text{или}\ K = 7Q.$$

Все эти конкретные числа относятся, конечно, только к популяции китов, и могут быть оправданы только при справедливости рассмотренных в самом начале положений о биологии китов. Для некоторых затруднительных моментов могут быть введены дальнейшие уточнения. Так, например, положение о том, что только половозрелые животные затрагиваются промыслом, не соответствует действительности. Это препятствие может быть устранено, если мы допустим известный процент смертности для молодых животных, и включим в этот процент также и животных, убиваемых китоловами. Статистические расчеты показывают, что общая смертность неполовозрелых китов (естественная смертность и отбой) составляет около 33%.

При переходе от этих общих положений к конкретным расчетам оптимального улова в случае китобойного промысла в исландских водах Хьорт (1933) сравнил сперва изменение общего улова по отдельным годам с соответствующим изменением улова, приходящегося на каждое китобойное судно. Наибольший общий улов имел место в 1902 г., но наибольшее число пойманных китов на судно наблюдалось несколько раньше (1895); дальнейшее возрастание улова являлось лишь результатом увеличения числа ловецких единиц при одновременном снижении улова каждой такой единицы. Если допустить, что в 1895 г. был взят максимальный устойчивый улов, т. е. изъят как раз максимальный прирост популяции, то, исходя из этого положения, можно расчислить величину популяции в этом году. Число китов, добытых в 1895 г., составляло 768; если эта величина составляла $^1/_7\ K$, то вся популяция китов составит 5 376 особей, которые следующим образом распределятся по трем возрастным группам:

1. Половозрелые животные 3 840
2. Возрастная группа 1—2 года 768
3. Возрастная группа 0—1 год 768

Беря эту популяцию за основу, мы можем по приведенным выше формулам рассчитать ее уменьшение в последующие годы в резуль-

тате отлова, величина которого по отдельным годам нам точно известна. При этом Хьорт принял, что общая смертность неполовозрелых групп животных составляет 33 %. Вычисленная по этому способу общая величина популяции китов в отдельные годы приведена в табл. 5.

Таблица 5. Величина популяции китов в исландских водах (1). Результаты вычислений по способу Геланда (с изменчивым процентом) (2). Результаты вычислений на основании данных об отлове и возрастном составе популяции (см. в тексте)

Год	Величина популяции		Год	Величина популяции	
	(1)	(2)		(1)	(2)
1902	6 014	4 880	1908	2 416	2 223
1903	5 442	4 330	1909	2 492	1 844
1904	4 237	3 759	1910	1 656	1 204
1905	4 066	3 372	1911	1 142	800
1906	2 686	2 870	1912	540	521
1907	2 897	2 683	1913	364	438

Для сравнения здесь приведены результаты вычисления величины популяции по способу Геланда (с изменчивым процентом), которые были рассмотрены нами выше.

Следует отметить, что при пользовании двумя совершенно различными методами расчета величины популяции китов были получены в общем сходные результаты; можно заключить, что эти методы действительно дают нам основания для суждения о запасах животных в природных условиях в форме самого первого приближения к действительности. Конечно, эти методы нуждаются в дальнейшем развитии и критической проверке в самой разнообразной обстановке.

Проблема оптимального улова представляет собой яркий пример практического значения учения о динамике популяции животных. Основной вывод, к которому при этом приходят теоретические исследования и конкретные расчеты, сводится к тому, что наибольший улов мы можем получить в том случае, если производим отлов животных с определенной оптимальной (и при этом далеко не малой) интенсивностью. Если интенсивность лова будет больше оптимальной, то это, в конце концов, приведет к снижению уловов, если же интенсивность лова будет меньше оптимальной, то мы не получим всей той продукции, которую данная популяция может нам дать. В настоящей статье были рассмотрены некоторые конкретные расчеты, относящиеся к определению величины популяции животных в природе и влиянию отловов животных на величину популяции. Проблема оптимального улова как большая и самостоятельная проблема учения о популяциях только еще начинает разрабатываться, и много вопросов здесь еще предстоит разрешить. Разрешение этих вопросов может представить для экологов немаловажный теоретический и практический интерес.

THE PROBLEM OF OPTIMUM CATCH

by G. F. Gause

Laboratory of Ecology, Zoological Institute, University of Moscow

In this paper a description is made of several methods elaborated by Hjort and some other Norvegian investigators which give us an opportunity of calculation the size of animal populations under natural conditions. It is pointed out that further studies along this line should be of considerable ecological interest.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 3

Посвящается памяти В. И. Марциновского

РОТОВОЙ АППАРАТ ЛИЧИНКИ МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА И ЕГО ДВИЖЕНИЕ ПРИ ПИТАНИИ ОРГАНИЗМАМИ ПОВЕРХНОСТНОЙ ПЛЕНКИ ВОДОЕМА

ЧАСТЬ I. ВЕРХНЯЯ ГУБА ЛИЧИНКИ И ЕЕ ОТПРАВЛЕНИЯ

Из Института им. Мечникова, Москва

Э. Беккер

ВВЕДЕНИЕ

Как известно, основным способом питания личинки Anopheles служит принятие пищи у поверхности водоема, питание за счет организмов и органических веществ, взвешенных в поверхностном слое воды. Этим способом питания личинки Anopheles сходны с представителями подсемейства Dixinae семейства Culicidae и отличаются от личинок трибы Culicini. Можно предполагать, что не столько физико-химические условия водоема, которые обычно вполне удовлетворяют потребностям личинки, сколько количество и химический состав пищевых частиц поверхностного слоя водоема влияют на массовое развитие личинок или на их убыль в водоеме. Однако вполне возможно, что абсолютное богатство организмами поверхностной пленки само по себе не обеспечивает личинку кормом; если даже допустить, что личинка вообще способна использовать в качестве пищи частицу любой величины, то питание именно у поверхности с обратным положением головы может лишить ее возможности измельчать особенно крупные частицы пищи, а следовательно, и питаться ими. В таком случае личинке послужит кормом только то, что она способна проглотить. Кроме того, неясен и вопрос, в какой мере может личинка использовать особенно мелкую пищу и насколько совершенен тот фильтр, которым личинка отцеживает из воды пищу. Имеющиеся наблюдения как будто говорят в пользу его совершенства, однако в этом впредь до точных исследований можно сомневаться.

Этими соображениями вопрос о кормности населения поверхностной пленки для личинки малярийного комара еще не ограничивается. Наблюдения показывают, что известные организмы проходят через кишечник личинки Anopheles без всякого для себя вреда; так, мне приходилось наблюдать, что Euglena как в инцистированном, так и в активном состоянии проходила живой через кишечник личинки, то же приходилось наблюдать и для церкарий Pneumonoeces variegatus[1].

В предлагаемой статье на основании строения ротового аппарата и наблюдений над ним при фильтрации личинкой я пытаюсь с возможной точностью определить работу всего аппарата и его отдельных частей. Для нашего объекта личинки Anopheles описание ротовых частей в их взаимодействии особенно существенно, так как в

[1] Метацеркария этого вида паразитирует в личинке Anopheles в цисте на поверхности кишечника.

направлении тока воды, по моим наблюдениям, непосредственно или косвенно участвуют все придатки головы; в фильтрации же воды

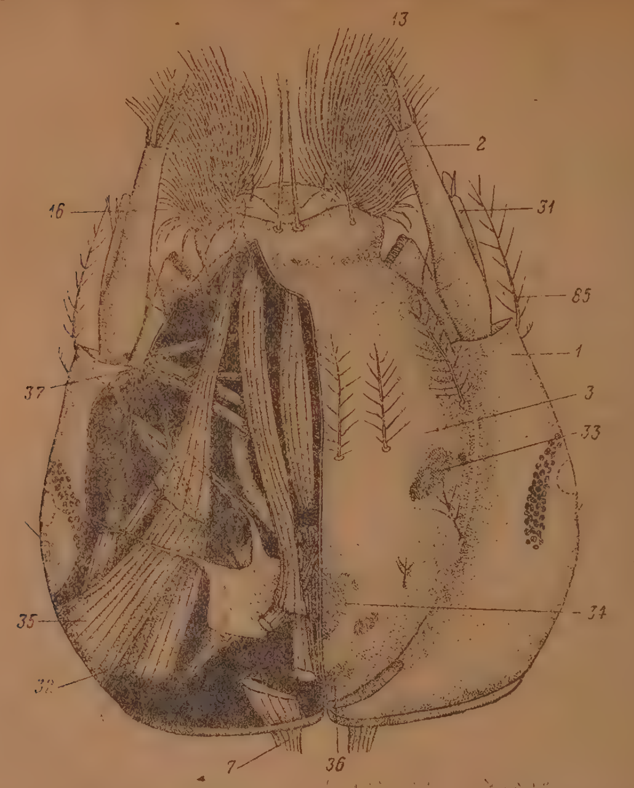


Рис. 1. Вид головы личинки Anopheles maculipennis сверху[1]: левая половина головы вскрыта для показания мышц и надглоточного узла с зрительным и усиковым нервом. *1* — основание усика; *2* — усик; *3*—фронтоклипеус (лобнолицевой щиток); *4* — мышца продольного рычага; *5* — непарная мышца дужки заднемедиального выступа; *6* — парная мышца дужки; *7*—затылочная мышца: *8*—вырост перекладины фронтоклипеуса; *9*—треугольный щиток в вырезе фронтоклипеуса; *10* хитинизированный боковой край фронтоклипеуса; *11* —продольный рычаг; *12* - нижний листок перекладины фронтоклипеуса; *13* — кисть; *14*—подкистевой склерит; *15*—кожистый участок верхней губы; *16*—передний отдел наличника (лицевого щитка); *17*—переднемедиальная лопасть; *18* — лопасть кожистого участка; *19*—заднемедиальный выступ эпифаринкса; *20*—поясок; *21*—сочленовная ямка пояска; *22*—бугорок продольного рычага; *23*—сухожилие мышцы продольного рычага; *24*—лопасть подкистевого склерита; *25* —дужка заднемедиального выступа; *26*—сухожилие парной мышцы дужки; *27*—сухожилие непарной мышцы дужки; *28*—треугольный склерит заднемедиального выступа эпифаринкса; *29*—шипы заднемедиального выступа; *30*—волоски; *31*—нижнечелюстное щупальце; *32*—приводящая мышца верхней челюсти; *33*—место прикрепления парной мышцы дужки; *34*—место прикрепления мышцы продольного рычага; *35*—отводящая мышца верхней и нижней челюсти; *36*—мышца, расширяющая глотку; *37*—мышца, расширяющая глотку и небо ротовой полости; *38*—лопасть нижней челюсти; *39*—приводящая мышца нижнечелюстной лопасти; *40*—глотка и мышца, ее расширяющая; *41*—задний узкий отдел глотки; *42*—пищевод; *43*—слюнной резервуар; *44*—парный слюнной проток; *45*—верхняя челюсть; *46*—подглоточник; *47*—его мышца; *48*—нижняя губа; *49*—эндоскелет головы; *85*—субантеннальная щетинка.

(Обозначения и для всех последующих рисунков)

участвует в полном своем составе челюстной аппарат. В интересах точного выяснения взаимодействия частей на рисунках изображаются

[1] При «фильтрации» личинкой, т. е. работе придатков головы у поверхности воды, то, что на рисунках изображено «сверху», фактически находится снизу, а то, что изображено «снизу», находится сверху.

различные моменты в положении ротовых частей. Для получения таких рисунков объект фиксировался в различные моменты акта фильтрации. Само собой разумеется, что изучение работы ротового аппарата производилось не только анатомическим путем, но и прямым наблюдением над движением пищевых частиц в поверхностном слое воды. Материалом для описания послужила личинка Anopheles maculipennis IV возраста.

I. Верхняя губа личинки Anopheles и ее отправления. Верхняя губа личинки Anopheles в основном является органом, вызывающим ток определенного направления в поверхностном слое воды; с верхней губой связана сложная система выростов, специальное

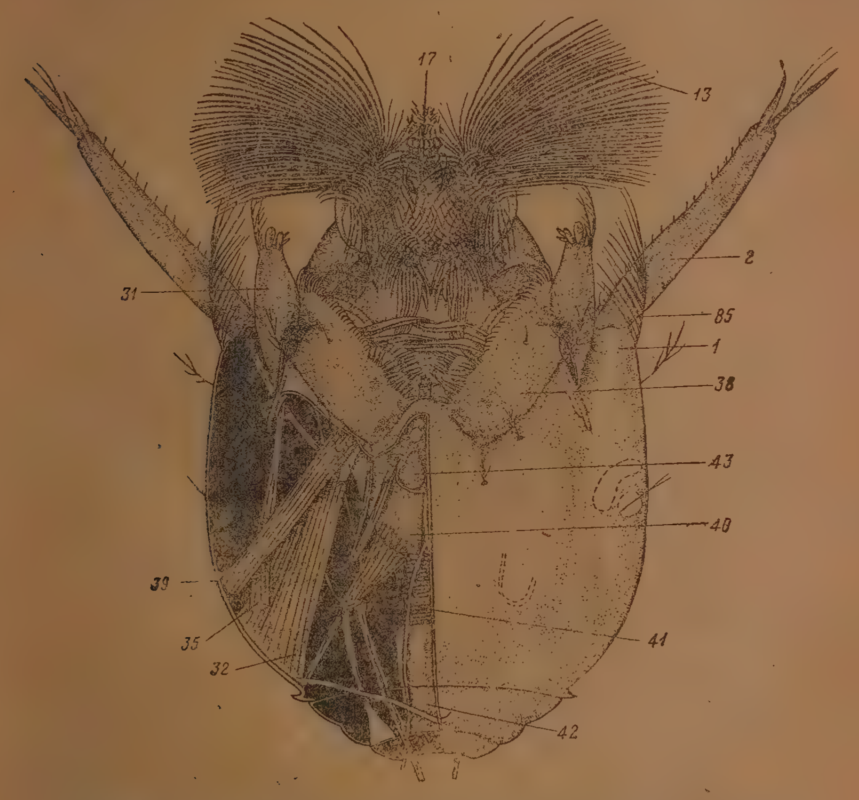


Рис. 2. Вид головы личинки Anopheles maculipennis «снизу», кисти в начальной фазе колебания: правая половина головы вскрыта для показания мышц, передней кишки и слюнного резервуара и протоков слюнных желез (обозначения см. на рис. 1)

назначение которых заключается в направлении этого тока воды и взвешенных в ней организмов назад к ротовой полости. Весь этот аппарат описан частично весьма подробно в недавно опубликованной работе Н. К. Шипициной[1].

Возбуждение мощного тока воды в направлении назад возможно только благодаря тому, что верхняя губа выступает далеко впереди челюстного аппарата. Передняя часть верхней поверхности головы образует у Anopheles значительной длины и ширины выступ (рис. 1 и 2), ограниченный по сторонам парой небольших боковых выступов

[1] Н. К. Шипицина, Ротовой аппарат личинок комаров. Эпифаринкс личинки Anopheles. Медицинская паразитология и паразитарные болезни, т. V, в. 3, 1936.

(basis antennae, рис. 1 и 2), направленных вперед и служащих основаниями для коротких одночленистых усиков. Основание медиального выступа может быть названо наличником (лицевым щитком, clypeus), который, однако, не обособлен от позади лежащего отдела черепа лба (frons, рис. 1 и 3_8). Слияние наличника со лбом в лобнолицевой щиток (frontoclypeus) может быть объяснено тем, что передний край наличника служит опорой для всех подвижных частей верхней губы, которые приводятся в движение системой мощных мышц (рис. 1 и 5), прикрепленных к задней половине лба. Места прикрепления длинных мышц верхней губы намечены пятнами темного пигмента на поверхности лба (рис. 1). Занимая большую часть верхней поверхности головы, лоб почти полностью вытеснил темя, служащее точкой опоры лишь для парной затылочной мышцы (рис. 1_7), соединяющей голову с грудным отделом. В типичных случаях лоб сзади ограничен дугообразно изогнутым поперечным лобным швом, продолжающимся по сторонам вперед до основания усиков. На лобнолицевом щитке имеются поперечные ряды щетинок, из которых особенно развиты шесть, пересекающих среднюю часть щитка,—так называемые фронтальные щетинки (фронтальные волоски, рис. 1), которые, как можно полагать, влияют на ток воды, вызванный движением кистей верхней губы (см. дальше).

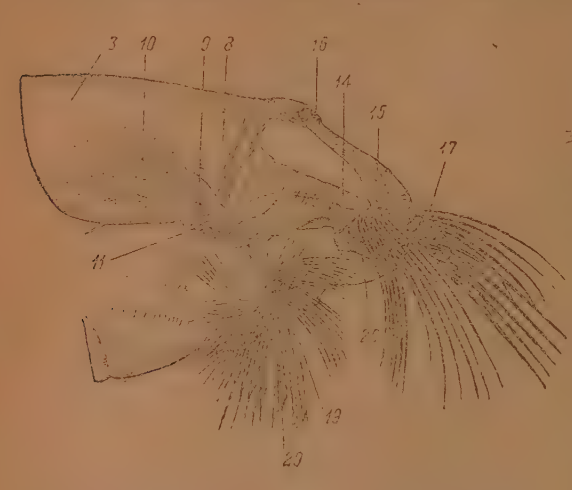


Рис. 3. Вид головы личинки Anopheles maculipennis сбоку; область наличника и верхней губы с эпифаринксом; кисть удалена. (Обозначения см. на рис. 1)

Воздействие на ток воды в том же смысле должны оказывать и боковые ветвистые щетинки наличника (клипеальные щетинки) (рис. 1), которые, однако, влияют и непосредственно на движение кистей (орган осязания и орган, ставящий предел отгибанию, т. е. обратному движению, кисти).



Рис. 4. Вид головы личинки Anopheles maculipennis спереди. (Обозначения см. на рис. 1)

Передний край фронтоклипеуса образует поперечную хитинизированную складку, дугообразно загнутую на боковых поверхностях медиального выступа. Эта складка служит прочной перекладиной, боковые выступающие концы (рис. 3, 6, 7_8) которой упираются в систему рычагов на нижней поверхности медиального выступа и приводят в движение пучки волосков и щетинок. На брюшную сторону медиального выступа загнута и принадлежащая ему часть фронтоклипеуса; непосредственно позади боковых выступов переднекрае-

вой перекладины во фронтоклипеус вдается по треугольному вырезу; в вырезе расположено по треугольному же щитку (9). Расположенный за вырезом загнутый на нижнюю поверхность боковой краевой участок (рис. 3, 6, 7_{10}) наличника хитинизирован; с этим участком соприкасается поверхность верхней челюсти, что и объясняет значительную хитинизацию участка. Передний край данного участка, ограничивающий сзади треугольный вырез, утолщен; в боковой конец этого краевого утолщения упирается своим задним концом продольный рычаг (рис. 3, 5, 6, 7, 9_{11}), приводящий в движение кисть верхней губы. При уклонении продольного рычага передним концом к средней линии головы задний конец рычага упирается в боковой край наличника у выреза и деформирует эту часть наличника; при этом задний край треугольной пластинки и расположенный позади нее утолщенный край наличника образуют выступающую складку (рис. 7).

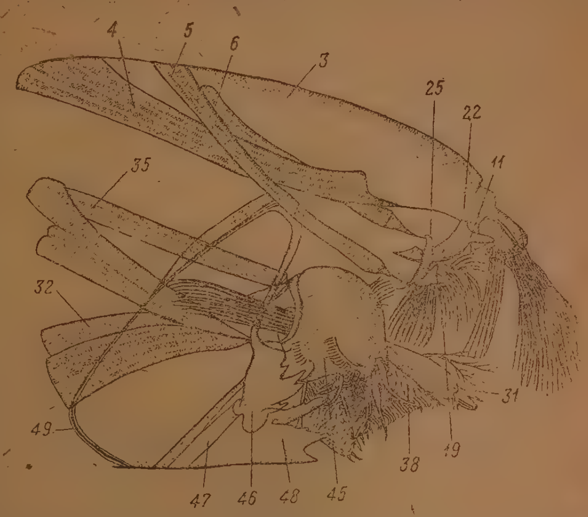


Рис. 5. Продольный медиальный разрез через голову личинки Anopheles maculipennis; мускулатура и скелет. (Обозначения см. на рис. 1)

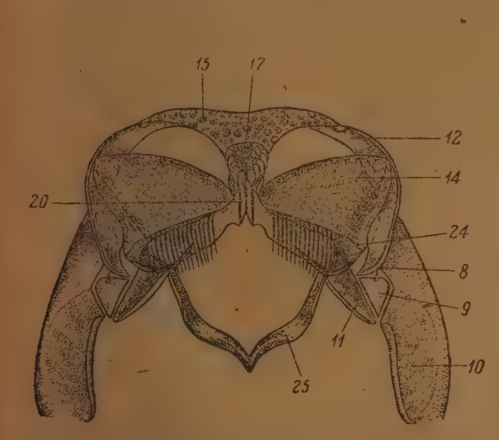


Рис. 6. Вид частей водовращательного аппарата головы личинки Anopheles maculipennis снизу при сложенных кистях (кисти удалены). (Обозначения см. на рис. 1)

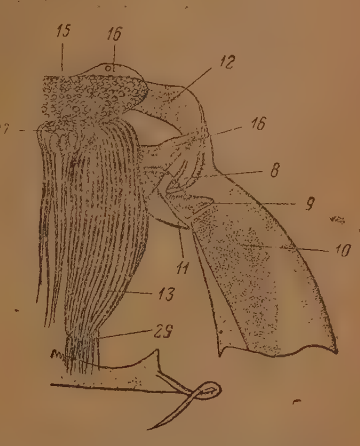


Рис. 7. То же при частично сохраненной кисти. (Обозначения см. на рис. 1)

Переднекраевая полоска фронтоклипеуса, как упоминалось выше, образует складку—перекладину, один листок которой подогнут под другой; нижний подогнутый листок этой складки развит по бокам лучше, чем в средней части, и значительно отходит от верхнего листка: он образует (рис. 6 и 7_{12}) дугообразно изогнутую полоску,

которая сверху впереди наружной клипеальной щетинки (рис. 1$_{13}$) охватывает находящуюся в покое парную кисть (flabella) аппарата, вызывающего вращение воды (рис. 1, 2 и 9); ниже, к боковым выступающим концам переднекраевой складки фронтоклипеуса полоска нижнего листка постепенно сужается; здесь в нее упирается одной из своих вершин треугольная пластинка (lamina infraflabellaris anterior, рис. 3, 6, 7$_{14}$) авторов, которая совместно с продольным рычагом (trabecula labri anterior s. flabellaris, рис. 3, 6, 7, 9$_{11}$) направляет движение кисти при ее колебательных движениях, подпирая ее своей медиальной стороной снизу и сбоку. Таким образом, сверху и отчасти сбоку углубление, в котором своим основанием залегает кисть, ограничивается переднекраевой складкой фронтоклипеуса, а снизу и сбоку треугольной пластинкой, связанной с продольным рычагом. С медиальной стороны углубление, в котором залегает кисть, ограничено боковым краем центрального отдела верхней губы (рис. 3, 4, 6 и 7$_{15}$), покрытого шагреневидным кожистым хитином; боковой край этого участка и подпирает основание кисти с медиальной стороны. Таким образом, в распущенном виде кисть отовсюду подпирается окружающими частями: передним краем фронтоклипеуса, кожистой частью верхней губы и подкистевой пластинкой (lamina infraflabellaris). Кожистая средняя часть верхней губы не граничит непосредственно с передним краем фронтоклипеуса, а отделена от него поперечной полоской более плотного хитина (рис. 1 и 4 $_{16}$); боковые части этой полоски выступают в виде пары бугорков, несущих по простой щетинке, средняя же часть полоски образует вдавление. Эта поперечная полоска, называемая авторами преклипеус (praeclypeus), поддерживает более мягкий кожистый участок губы в расправленном состоянии; ее поперечник одинаков с поперечником кожистой перепонки. «Преклипеус» вполне соответствует той части наличника, которую, согласно Verhoeff, называют anteclypeus.

Кисти или щетки (рис. 1, 2, 4, и 9$_{13}$ flabellae) состоят из нескольких тысяч тонких и длинных волосков, в основании плотно примыкающих друг к другу. Благодаря тонкости перепонки, неотчлененными выростами которой они являются, волоски легко могут быть согнуты и разъединены, что имеет существенное значение для работы кисти. На внутренней стороне основания кистей часть волосков прилегает к поверхности кожистого участка верхней губы и ниже расположенных частей покрова, направляясь в общем лучисто (рис. 9). Между кистями находится небольшая дорзо-вентрально сплющенная лопасть (palatum авторов), примыкающая к кожистому участку верхней губы и образующая передний конец последней (рис. 2, 3, 4, 6, 7 и 9$_{17}$); округлый свободный край ее несет 12 крепких и длинных волосков, в основании луковицеобразно вздутых и загнутых на концах книзу; верхняя поверхность этой переднемедиальной лопасти покрыта, как мозаикой, бугоркообразными участками, каждый из которых несет по длинному волоску, более тонкому, чем краевые. С той и другой стороны основания переднемедиальной лопасти кожистый участок поверхности верхней губы образует выступ (рис. 4, 7 и 9 $_{18}$) с закругленным свободным краем. В то время как медиальным концом этот округлый выступ упирается в основание переднемедиальной лопасти, латеральным концом своим он связан с передним концом продольного рычага. Движения переднего конца рычага передаются переднемедиальной лопасти при участии выступа кожистого участка (см. дальше); движение указанных частей сопровождается изменением кривизны поверхности кожистого участка и деформацией тонкой хитиновой перепонки, выстилающей нижнюю поверхность верхней губы, т. е. надглоточника (epipharynx). Обе кисти

и переднемедиальная лопасть вызывают ток в поверхностном слое воды и направляют его назад. Аппарат дополняется медиальным выступом в задней области эпифаринкса (рис. 3, 5 и 12 $_{19}$). Наблюдение над движением кистей и переднемедиальной лопасти показывает, что все они сгибаются в заднем направлении настолько, что прикасаются к поверхности эпифаринкса; в литературе нет отчетливого представления ни о строении, ни о действии того механизма, который приводит в движение весь аппарат.

Шипицина[1] высказывает предположение: „При складывании щеток эпифаринкс передвигается вперед, при их расправлении он опускается кзади". В действительности же все выросты и выступы верхней губы, в том числе и заднемедиальный выступ эпифаринкса, колеблются синхронно и в одном направлении; упоминаемое же Шипициной встречное движение заднемедиального выступа эпифаринкса лишь кажущееся.

Система рычагов, приводящая в движение всю систему выростов верхней губы, состоит из 3 парных и 2 непарных частей: все эти части устанавливают тесную связь между четырьмя выростами системы, определяющую синхроническое движение всего аппарата. Одна пара рычагов представляет эндоскелетное образование, прочие же являются в общем частями наружного скелета (покровов). Главную роль во всем механизме, несомненно, играет пара продольных рычагов, расположенных под каждой кистью; суженный задний конец рычага упирается в вершину треугольного переднебокового выреза фронтоклипеуса (рис. 3, 6 и 7 $_{11}$); передний, также суженный, конец рычага находится у передней вершины треугольного основания кисти. Этот передний конец тесно связан в данном месте с кистью, что выражается и в лучистом расположении волосков кисти у переднего его конца (рис. 4); группа волосков отходит от места связи вершины рычага с кистью лучисто, как от центра. Рычаг при сокращении своей мышцы передним концом описывает в медиальном направлении дугу и ведет за собой кисть. Тот же передний конец рычага связан, как указано выше, и с боковой лопастью (18) кожистого участка верхней губы, расположенной между передним концом основания кисти и основанием переднемедиальной лопасти верхней губы; при своем повороте к средней брюшной линии передний конец рычага тянет к средней линии и назад передний край кожистого участка верхней губы, загибая его одновременно вниз (рис. 6,7). С наружной стороны продольный рычаг имеет форму слегка S-образно изогнутого веретена (рис. 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9 и 10 $_{11}$): впереди конец веретена отогнут в сторону и на поверхности, обращенной к средней линии головы, несет косо расположенную овальную площадку: поверхность площадки обращена вперед и медиально. При сокращении мышцы продольного рычага овальные площадки того и другого рычага сходятся к средней линии почти до соприкосновения (рис. 6); они остаются разобщенными поперечной полоской хитина, вдвое сложенной, стиснутой давлением продольных рычагов (рис. 8 и 9 $_{20}$). Эта полоска состоит из средней, равномерно широкой и более нежной части и из двух небольших боковых частей из толстого хитина, образующего впадину для сочленения с площадкой на переднем конце продольного рычага. Медиальная часть пока ускользала от внимания исследователей (см. работу Шипициной). Замечали только обе сочленовные боковые части и не понимали значения этой пары элементов (trabeculae palatinae). Выпячиваясь при сближении передних концов продольных рычагов, поясок одновременно отступает назад, в сторону заднемедиального выступа (epipharynx s. str.)

---

[1] Op. cit., стр. 359.

и этим способствует тому, что переднемедиальная лопасть оттягивается назад. Причина отхода пояска назад заключается в том, что край сочленовной впадины пояска связан с задним краем овальной площадки на конце продольного рычага (рис. 9). Следовательно, движение переднего конца рычага передается пояску; вместе с тем давление на боковые концы пояска, производимое краем овальной площадки двух рычагов, заставляет его постепенно сгибаться дугой, а в тот момент, когда обе овальных площадки сблизятся почти до соприкосновения, поясок складывается вдвое. Одновременно каждая овальная площадка вплотную прикладывается к соответствующей сочленовной ямке пояска (рис. 9 $_{21}$). Итак, главное назначение пояска заключается в том, чтобы тянуть при отходе назад весь передний край кожистого участка верхней губы. Крутая складка пояска не препятствует работе переднемедиальной лопасти, которая должна вызывать ток воды назад в промежуточной между двумя кистями полосе, так как передний конец того и другого продольного рычага, сближаясь при сокращении мышц, давит на боковой конец округлой



Рис. 8. Заднемедиальный выступ и продольные рычаги личинки Anopheles maculipennis с внутренней стороны. (Обозначения см. на рис. 1)

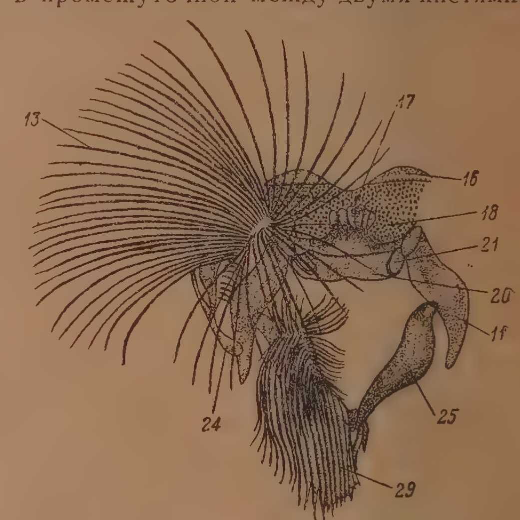


Рис. 9. Передняя часть головы личинки Anopheles maculipennis «снизу». (Обозначения см. на рис. 1)

лопасти кожистого хитина верхней губы (рис. 4 $_{18}$) сбоку от переднемедиальной лопасти и заставляет их круто подняться над общей поверхностью кожистого участка. Обе боковые лопасти изменяют свое положение на 90°, вздымаясь вертикально к общей поверхности кожистого участка, причем дугообразные края их располагаются параллельно друг другу (рис. 6 $_{18}$). Обе боковые лопасти ложатся, подобно пояску, в медиальную складку и этим заставляют подняться переднемедиальную лопасть. Таким образом, поясок не преграждает пути переднемедиальной лопасти и вызываемому ею току воды. Мышца, приводящая в движение продольный рычаг и пригибающая передний его конец к средней линии головы, прикрепляется к вершине выступа продольного рычага на границе передней и средней его трети (рис. 5, 8 $_{22}$) на стороне, обращенной к полости головы. Мышца прикрепляется к вершине выступа с помощью длинного, тонкого хитинизированного сухожилия (рис. 5 и 8 $_{23}$), которое на заднем конце расширяется в пластину, служащую для прикрепления волокон мышцы. Мышца продольного рычага — самая длинная мышца головы (рис. 1 и 5_4); ее задний, неподвижный конец

прикрепляется к фронтоклипеусу вблизи его задней границы, там, где находится заднее большое пигментное пятно. Продольный рычаг двуплечий: точка опоры находится на границе средней и задней трети его (рис. 3 и 6) и дается вторым парным элементом системы рычагов водовращательного аппарата. Этот треугольный подкистевой склерит (lamina infraflabellaris anterior) считается Шипициной самостоятельным элементом вне связи с продольным рычагом, а на самом деле он анатомически и функционально тесно связан с продольным рычагом (рис. 3, 6 и 10 $_{14}$). Подкистевой склерит представляет треугольную слабо выпуклую пластину с приблизительно равными сторонами. Медиальный край пластины налегает на продольный рычаг; передневерхний край пластины охватывает снизу основание кисти, а задневерхний располагается приблизительно вдоль боковой части переднекраевой складки фронтоклипеуса. Своей вершиной склерит упирается в нижний листок переднекраевой складки фронтоклипеуса (рис. 3 и 6_{14}). Начиная от этой вершины, вдоль задней стороны склерита пробегает постепенно расширяющееся книзу утолщение склерита, которое внизу (рис. 6, 9 и 10_{24}) оканчивается широкой лопастью. Края этой лопасти сращены с выпуклой поверхностью продольного рычага на границе его средней и задней трети. Сращение подкистевого склерита и продольного рычага, повидимому, допускает до некоторой степени их движение относительно друг друга. Лопасть склерита и дает опору продольному рычагу, на что указывает и утолщенный задний край подкистевого склерита. Подкистевой склерит служит двуплечим рычагом, точка опоры которого совпадает с верхней вершиной склерита, упирающейся в нижний листок переднекраевой складки фронтоклипеуса. На нижнем краю склерита имеется широкий выем, почти доходящий до его вершины; на всем протяжении нижнего края впереди задней лопасти сращения с продольным рычагом нет. Вдоль края выема сидит ряд волосков, очевидно, защищающих от засорения промежуток между двумя склеритами.



Рис. 10. Продольный рычаг и подкистевой склерит личинки Anopheles maculipennis (левой стороны). (Обозначения см. на рис. 1)

Движение продольного рычага и подкистевого склерита связано с сокращением мышцы рычага. Результаты этого движения таковы: передний конец продольного рычага описывает четверть окружности около своей точки опоры (лопасть подкистевого склерита) и совместно с подкистевым склеритом ведет за собой передний конец кисти. За передним концом рычага следует передний конец подкистевого склерита, но описывает очень небольшой отрезок окружности; в результате отклонения к средней линии и назад передневерхний край склерита перестает подпирать кисть, и волоски последовательно, рядами начинают падать (рис. 2) в направлении к средней линии и кзади. При своем движении подкистевой склерит отходит от продольного рычага и обнажает соединяющий их перепончатый хитин. Заднее плечо продольного рычага, подобно переднему, также описывает часть окружности, но вдвое меньшего радиуса; отклоняется это плечо рычага в противоположном направлении. Это плечо при движении в сторону давит на нижний край треугольного склерита в вырезе фронтоклипеуса, а крайним своим концом—на вершину фронтоклипеуса (рис. 6 и 7 $_{11}$). От производимого давления плечом рычага ближайший к нему край фронтоклипеуса и треугольный склерит оттягиваются в сторону;

образуется нечто вроде очень пологой складки. Ясен тот эффект, который получается, когда мышца рычага прекращает сокращаться: напряжение, в котором находится край фронтоклипеуса, заставляет рычаг вернуться к исходному положению, в результате чего и все прочие части аппарата возвращаются к первоначальному положению. Стремительное обратное движение кисти задерживается не только передним краем фронтоклипеуса, но и наружной клипеальной щетинкой, которая подает, повидимому, сигнал к новому сокращению мышцы. Роль бокового выступа переднего края фронтоклипеуса также ясна: он не позволяет треугольному щитку при давлении заднего плеча рычага давить на подкистевой склерит сзади.

Заднемедиальный выступ верхней губы, также входящий в состав водовращательного аппарата, связан с остальным аппаратом парным эндоскелетным элементом. Этот элемент, срастаясь с небольшим элементом внешнего скелета, расположенным по средней линии на задней границе губы (именно эпифаринкса), образует прочную дужку (рис. 4, 5, 6 и 9 $_{25}$), сочлененную с медиальным краем продольного рычага у своих концов. Место сочленения расположено почти на одном поперечном сечении с лопастью подкистевого склерита[1], т. е. точкой опоры продольного рычага. Отсюда вытекает, что эта дужка при сокращении мышцы рычага совершает лишь незначительное движение назад. Относительное перемещение переднего конца продольного рычага и концов дужки и может создать впечатление, что дужка, а с ней и весь заднемедиальный выступ, который дужка подпирает, движется навстречу кистям. Правда, дужка имеет три своих мышцы, одну парную и одну непарную. Парная прикрепляется к концам дужки с помощью длинного сухожилия (рис. 1_{33}, 5_6, 8_{26}) и при своем сокращении поворачивает дужку вперед. Непарная мышца прикрепляется очень тонким сухожилием к непарному элементу дужки (рис. 2 и 1_5); она вызывает своим сокращением поворот дужки назад. Парная и непарная мышцы дужки прикрепляются к фронтоклипеусу на одном и том же поперечном сечении головы (рис. 1): непарная несколько позади середины фронтоклипеуса, парная по сторонам от места прикрепления непарной. Все три места прикрепления обозначены пятнами пигмента. При колебании кистей дужка, как сказано, проделывает небольшое движение назад одновременно с отклонением назад кистей вследствие одновременного сокращения всех трех мышц дужки и мышц продольных рычагов. Этому перемещению дужки содействует изменение в положении продольных рычагов при сокращении их мышц. Сокращение первой мышцы дужки, естественно, содействует повороту продольных рычагов, так как дужка причленяется к продольным рычагам с медиальной стороны. Движение дужки в заднем направлении имеет своим



Рис. 11. Треугольный склерит и шипы левой половины заднемедиального выступа. (Обозначения см. на рис. 1)

[1] В действительности немного впереди лопасти подкистевого склерита (рис. 3, 6 и 9).

последствием движение заднемедиального выступа назад в направлении к глотке. Сокращение непарной мышцы дужки, прикрепляющейся к симфизу между нижними концами двух половин дужки (рис. 8_{27}), оттягивая симфиз назад, относит назад всю совокупность волосков и зубьев на заднемедиальном выступе, а также и самую дужку. Перемещению назад всех образований, связанных с заднемедиальным бугром, содействует и давление спереди, производимое пояском и переднемедиальной лопастью, которые стремятся занять место между ветвями дужки. Помимо этой роли буксировки всех образований заднемедиального бугра назад, дужка играет еще одну весьма существенную роль: она служит рессорой для продольных рычагов, стремящейся развести их в стороны. Особенно знаменательно то, что сочленение дужки и продольного рычага почти совпадает с осью вращения рычага, так что дужка сама по себе не стремится привести рычаг в исходное положение покоя: рычаг приводится в первоначальное положение лишь давлением края фронтоклипеуса на заднее плечо.



Рис. 12. Поперечный срез головы личинки Anopheles maculipennis на уровне сочленения продольных перекладин и дужки. (Обозначения см. на рис. 1)

Строение заднемедиального выступа и его внешних придатков очень подробно и точно изложено в работе Шипициной; поэтому мы отсылаем для ознакомления с ними к работе названного автора, со своей же стороны изложим то, что существенно для нашей задачи или что изложено Шипициной не вполне верно или недостаточно полно. Заднемедиальный выступ начинается в виде продольного валика несколько впереди поперечной линии, пересекающей оба сочленения, образуемые дужкой с двумя продольными рычагами (рис. 3_{19}). Когда кисть бьет назад, валик удлиняется вплоть до пояска, который также ложится в складку (см. выше). Таким образом, от гребня валика в обе стороны отходят скаты, на которые и ложатся кисти, когда они отведены всего далее назад (рис. 7_{13}). Кисти при этом прикрывают почти полностью все выросты заднемедиального выступа: из-под них выступают лишь концы ряда шипов (зубьев, рис. 7_{29}), которые расположены по средней части дужки. Обе полудужки расположены под оболочкой, прикрывающей эпифаринкс. Возникает вопрос, как выполняют свою роль краевые шипы, если они являются выростами поверхностной оболочки, а не сидят в дужке, подобно зубам в челюсти? Всех шипов, как правильно указывает Шипицина, 22, по 11 с каждой стороны средней линии. Шипицина полагает, что крайние боковые шипы заходят на обратную, именно заднюю, сторону дужки, но это неверно: все шипы пересекают дужку на передней стороне. Между ветвями дужки имеется парный треугольный склерит, который служит опорой как для всех упомянутых шипов, так и почти для всех ветвистых волосков, расположенных на скатах выступа между ветвями дужки. Шипы упираются своим основанием в заднюю часть треугольного склерита по обе стороны от тяжа, соединяющего треугольный склерит с симфизом. Волоски сидят вдоль медиального края склерита. Здесь они расположены в 2 ряда, из которых ближайший к краю склерита перекрывает его в косом направлении назад и в сторону, а второй ряд следует параллельно и вплотную за предыдущим с медиальной стороны. Третья группа ветвистых волосков выстроена в ряд, направленный от передней вершины треугольного склерита к месту сочленения дужки с продольным рычагом (рис. 8).

Указанное положение волоски сохраняют при покое кистей; однако при движении кистей назад изменяется положение как треугольного склерита, так и рядов волосков. Смещение треугольного склерита происходит в заднем направлении, вследствие чего перемещаются назад и шипы; этому способствует и подвижность поверхностной оболочки, лежащей на дужке. Кроме того, медиальный край треугольного склерита поднимается, и склерит становится на боковой свой край, волоски же всех групп направляются косо в сторону и назад, накрывая друг друга и образуя, таким образом, густой покров на шипах. Этот покров дополняется еще и кистями, налегающими на слои волосков. Такое перекрытие получает свое значение при двух актах, связанных с шипами заднемедиального выступа: 1) при чистке кистей и 2) при отцеживании пищи в ротовой полости. При первом акте кисти сохраняют свое положение на поверхности выступа, а ряд шипов при попеременном сокращении парной и непарной мышцы дужки проводится по стороне кисти, обращенной к поверхности эпифаринкса. Движение дужки заметно по пробегающей по кисти волне. При фильтрации содержимого ротовой полости, которая, как и чистка кистей, происходит лишь время от времени, биение кистей прекращается, и они остаются на поверхности выступа, который концами шипов прижимается к поверхности подглоточника. Ясно, что при колебании дужки волоски и шипы заднемедиального выступа участвуют в направлении пищевых частиц назад.

Подведем теперь итоги работы верхней губы. Если исключить роль заднемедиального выступа, как очищающего кисти аппарата (а в этом акте, видимо, участвуют не только шипы, но и волоски его), то функция эпифаринкса двоякая: 1) он в своем полном составе гонит поверхностный ток воды назад к челюстному аппарату и 2) задерживает ту пищу, которая попала в ротовую полость. До настоящего времени на обе кисти смотрели как на фильтрующий аппарат, принимая во внимание плотное соединение и количество волосков кисти. Из нашего анатомического анализа вытекает, что кисти в фильтрации не участвуют, а совместно с эпифаринксом лишь задерживают в ротовой полости пищевые частицы, заграждая выход спереди. Фактически фильтрует воду поверхностного слоя челюстной аппарат, что будет изложено в дальнейшем. Таким образом, основная роль эпифаринкса — направлять ток воды с пищевыми частицами в промежуток между верхними челюстями. Эта роль выполняется всем аппаратом весьма совершенно: обе кисти вызывают от пространства, лежащего впереди головы, ток воды под очень широким углом, вершина которого находится между верхними челюстями. Именно сюда собирается весь материал, взвешенный в поверхностной плёнке (см. положение кистей на рис. 7 и 9). Направление движения воды с пищей к центру челюстного аппарата поддерживают и щупальцы нижней челюсти с помощью своей ветвистой щетинки (рис. 2 и 5_{31}), одновременно и согласованно с кистями совершающие свои колебания в сторону середины головы; при этом концевой аппарат щупалец, состоящий из трех чешуевидных выростов, смыкается с наружным концом кистей, когда они расправлены, направляет к центру челюстного аппарата пищу и движение верхних челюстей, вполне согласованное с движением частей эпифаринкса и нижнечелюстного аппарата. Вопрос, таким образом, сводится к тому, насколько полно используется весь сгребаемый материал, насколько совершенен фильтр, образуемый челюстным аппаратом. Этот вопрос я рассмотрю во второй главе работы. Совершенство возбуждающего ток аппарата заключается не только в том, что он собирает пищу с обширной поверхности водоема, но и в длительности вызываемого тока: длительный ток обусловливается именно тем, что кисть рабо-

гает прерывисто, действуя сразу всей массой своих волосков, но пригибая их последовательно, рядами (рис. 2_{13}). Однако и в работе кистей имеется момент, когда они работают наперекор своему назначению, но и здесь вредное действие сведено к минимуму. Это имеет место при расправлении кистей, совпадающем с расслаблением мускулатуры: кисть, расправляясь, встречает ток воды спереди и оттесняет воду и пищу с поверхности на некоторую глубину. Ток направляется вперед и поднимается к поверхности кистями, совместно с перистыми щетинками на фронтоклипеусе (рис. 1). Составить полную картину движения пищевых частиц в поверхностной пленке можно только по ознакомлении с работой челюстного аппарата (см. вторую главу работы).

THE MOUTH APPARATUS OF THE ANOPHELES LARVA AND ITS MOVEMENTS IN FEEDING UPON ORGANISMS OF THE SURFACE FILM OF WATER

by E. Becker

Metchnikoff Institute, Moscow

The destination of the upper lip of the Anopheles larva is to induce a centropetal water current on the surface of that part of a body of water which lies in front ot the larva's head; the centre, the water current is rushing to, is formed of the pharynx into which food particles penetrate together with the current. Both a pair of lateral brushes (flabellae) of the upper lip (figs. 1—5, 7, 9, 13) and its antero-median lobe, situated between the flabellae, also serve to the above purpose (figs. 3, 4, 6, 7, 9_{17}). Oscillatory movements of the flabellae, antero-median lobe and parts of the epipharynx are synchronous, so that the whole apparatus represents a correlated unity. The three indicated parts of the upper lip, situated on its margin, are set in motion by five pieces which represent the thickenings of the anterior part of the epipharynx, i. e. of the lower surface of the upper lip lying in front of the pharynx. Out of the five given pieces, situated behind the flabellae and antero-median lobe, two of them represents longitudinal levers (figs. 3, 5, $6—10_{11}$); resting with their posterior end on the lateral margin of the clypeus, those levers are connected with the flabellae and antero-median lobe by their anterior end. The anterior end of the longitudinal lever by the contraction of the muscle of that lever (figs. 1, 5, 8, 10) is brought together with the end of the lever of the opposite side along the median line; the inverse movement is automatic, being induced by a deformation of the lateral margin of the clypeus, on which the posterior end of the longitudinal lever is resting. The second pair of pieces—the subflabellar sclerites (figs. 3, 6, 7, 9, 10_{14}), which, by supporting the flabellae from behind and sideways and by following the motion of longitudinal levers toward the median line, direct the hairs of the flabellae, falling in rows, toward the median line of the lower surface of the lip. The unpaired piece of the apparatus consists of a transversal girdle (3, 4, 8, 9_{20}), connecting the anterior ends of longitudinal levers; that girdle aids to bring those ends together by folding in two and contributes, thereby, to the formation of the median longitudinal fold, on the lateral slopes of which both flabellae fall; it takes part too in directing the motion of the antero-median lobe. The posterior part of the epipharynx is occupied by an unpaired posteromedian protuberance which forms the posterior permanent part of the median fold on which the two flabellae fall; that

protuberance is supported by the endoskeletal arch (figs. 2—4, 6, 8, 9_{25}), both branches of which are jointed with the median margin of longitudinal levers; the median part of the arch (the symphisis of two endoskeletal branches) is an exoskeletal formation; the ends of the two branches of the arch, directed forward, are connected with the paired muscle (figs. 1, 5_6 and 8_{26}), whose contraction assists in the work of the muscle of the longitudinal lever; moreover, the paired muscle of the arch can change the position of the latter. The unpaired muscle (figs. 5_5, 1 and 8_{27}), attached to the symphisis of the arch, serves as an antagonist of the paired muscle of the arch. The postero-median protuberance carries a paired lateral triangular sclerite between the branches of the arch (fig. 11_{28}); the spines of the postero-median protuberance (figs. 11_{29}, 3—4, 8—9_{29}) rest on the posterior margin of the sclerite; on the median side of each sclerite and in front of it there lie rows of hairs with a complex ramification (figs. 11_{30}, 3—4, 8, 9). Spines and hairs together with flabellae form a kind of frontal entanglement, retaining the prey within the mouth cavity. As to filtration of water, the above described apparatus has no direct connection thereto. In the induction of the water current as well as in directing the latter toward the interspace between the jaws, the upper and lower jaw apparatus also takes part.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 3

КОЖНЫЕ СОСУДЫ АМФИБИЙ

Л. Медведев

Из лаборатории морфологии Научно-исследовательского института зоологии МГУ

ВВЕДЕНИЕ

Одна из характерных особенностей кровеносной системы амфибий заключается в присутствии сильно развитых кожных артерий и вен, пронизывающих своими капиллярами всю толщу кожи и даже ее эпителий. Система кожных артерий, приносящих кровь в кожу, где она окисляется, и система вен, выносящих окисленную кровь, способствуют тому, что кожа амфибий функционирует как весьма важный добавочный орган дыхания.

Насколько у амфибий велико значение кожного дыхания, показывает пример существования специализированных форм, совершенно утративших легкие и заменивших легочное дыхание дыханием через кожу и пищевод (американские безлегочные саламандры Spelerpes fuscus и др.).

До настоящего времени вопрос о происхождении кожных сосудов амфибий никем не исследовался. Неизвестно, развились ли эти сосуды как новообразования путем ответвления от тех сосудов, с которыми они связаны и в настоящее время, или же кожные сосуды проделали более сложную эволюцию. В последнем случае та функция кожного дыхания, которую они несут в настоящее время, еще не была развита или была иной в более раннем периоде их эволюции.

Нет также в литературе сравнительно-анатомического описания системы кожно-дыхательных сосудов у различных семейств.

Для понимания некоторых особенностей формы кожных сосудов лягушки, с точки зрения истории их эволюционного происхождения, еще далеко не достаточно подробного описания кровеносной системы взрослых особей одного этого семейства без исследования эмбрионального развития и без широкого сравнения данного семейства с другими. Только путем сравнительно-анатомического исследования можно понять своеобразное положение большой кожной вены (v. cutanea magna) у Ranidae, которая начинается с обонятельной области, проходит вдоль верхней челюсти (в виде v. facialis), затем под кожей туловища над передней конечностью и, наконец, соединяется с подключичной веной (v. subclavia). Благодаря такому положению кожная вена лягушки собирает кровь из области глазницы и верхней челюсти, в то время как у всех других Anura из этой области кровь собирается верхнечелюстной веной, отходящей от v. jugularis externa. До настоящего времени еще не выяснено, в какой мере гомологичны кожные вены Anure и Urodela. Неясно также происхождение кожной артерии Anura (a. cutanea magna- a. pulmonalis) и то, почему она в настоящее время соединена с легочной артерией.

Задача настоящей работы в том, чтобы в некоторой степени разъяснить эти вопросы, а также дать сравнительно-анатомическое описание кожных сосудов различных семейств Anura, с тем чтобы проследить, как связана форма и положение кожно-дыхательных сосудов с особенностями среды и образа жизни этих семейств.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Форма кожных сосудов исследовалась мной у следующих видов.

1. R. temporaria, R. arvalis, R. ridibunda, R. esculenta, Bufo bufo, Bufo viridis, Pelobates fuscus, Bombina bombina, Molge cristata, Molge vulgaris, Siredon pisciforme; развитие сосудов у личинок прослежено у R. ridibunda, Pelobates fuscus, Molge cristata.

Препаровка производилась на фиксированных экземплярах без применения инъекции. Для данной работы был использован материал летних сборов, разнообразный по возрастному и видовому составу. Для препаровки применялась лупа с 10-кратным увеличением. При этом удавалось достаточно уверенно наблюдать все стадии развития, а также детали кровеносных сосудов взрослых особей. Во всех случаях применялись контрольные препаровки на нескольких экземплярах каждого вида для того, чтобы иметь возможность отличить видовые особенности от уклонений, вызванных индивидуальной изменчивостью.

Обзор литературы

Наиболее полно кожные сосуды Urodela описаны Бетге (Bethge, 1898). Им исследовались кровеносная система у Salamandra maculata, Triton taeniatus (Molge vulgaris) и безлегочной саламандры (Spelerpes fuscus). Задачей его работы было определить разницу в положении крупнейших кровеносных сосудов и их капилляров у легочных и безлегочных саламандр и отношение этих сосудов к кожному дыханию. Бетге подробно описывает всю кровеносную систему, в том числе и кожные сосуды.

Из описаний Бетге можно получить следующее представление о кожных сосудах исследованных им трех видов.

1. Кожная артерия (v. cutanea)—это сосуд, отходящий от a. subclavia и дающий ряд ветвей в кожу боков и брюха.

2. Кожа латеральной стороны тела снабжается кровью, кроме того, через кожные ветви a. vertebralis.

3. От второй артериальной дуги и от боталлова протока четвертой в некоторых случаях отходят тонкие артерии в кожу шеи.

4. У всех трех видов имеется только по одной кожной вене (v. cutanea magna). У Salamandra и Spelerpes она проходит вдоль спинных мускулов, а у Triton—вдоль края брюшных.

Работа Бетге была использована Видерсгеймом (Wiedersheim R., 1906) для построения схемы кровеносной системы хвостатых амфибий, имеющейся в его известном учебнике сравнительной анатомии.

В более новом учебнике (Ihle, van Kampen, Nierstrasz, Versluys, 1927) схема кровеносной системы саламандры заимствуется у Видерсгейма, но внесены некоторые изменения в наименование сосудов.

Некоторые указания на положение кожных сосудов можно изредка встретить в ряде работ, посвященных исследованию той или иной части кровеносных сосудов амфибий.

Так, Брюке (Brücke, 1852), описывая артериальные дуги амфибий, указывает, что у саламандры от артериальных дуг берут начало два больших кожных сосуда. Один из них отходит от боталлова протока и направляется к коже и ушной железе (Ohrdrüse). Этот сосуд, повидимому, не что иное, как кожная артерия.

Относительно эмбрионального развития кожной артерии Urodela и Anura почти нет указаний. Исследователи, изучавшие жаберные сосуды личинок и их преобразование во время метаморфоза в артериальные дуги взрослых форм (Boas, 1882, Maurer, 1888), ничего не сообщают об ее развитии. Гете (Goette, 1875) ограничивается лишь кратким указанием, что a. cutanea, т. е. ветвь последней жаберной дуги, начинает развиваться во время метаморфоза.

О развитии кожной вены Urodela известно несколько больше. Целый ряд авторов (Field, 1894, Rooy, 1907, Hoyer и Udziele, 1912, Fedorowicz, 1914, Hochstetter, 1893, 1906) указывал на присутствие у личинок так называемой латеральной вены (v. lateralis). Эта вена проходит вдоль всего тела и хвоста на границе спинной и боковой мускулатуры. Передним концом она соединяется с v. jugularis interna.

Характерная особенность этой боковой вены в том, что она собирает не только кровь из мускульных миомер, но и лимфу через ряд лимфатических сердец, развивающихся в связи с ее стенкой (Weliky, 1884, 1886).

Гродцинский (Grodzinski, 1926) впервые указал, что v. lateralis личинок Molge cristata сохраняется у взрослых особей в виде кожной вены (v. cutanea magna).

У Anura этого не происходит. Еще раньше Fedorowicz (1914) проследил развитие боковых хвостовых вен (vv. caudales laterales) у личинок Anura и нашел, что эти вены гомологичны хвостовым участкам vv. laterales личинок Urodela. Во взрослом состоянии у Anura они отсутствуют; поэтому надо предполагать, что развитие v. cutanea magna взрослых особей Anura должно итти по иному пути, чем у Urodela. В таком случае кожная вена Anura не гомологична кожной вене Urodela, имеющей одинаковое название.

Кожные сосуды Urodela и Anura Molge cristata и Molge vulgaris

Исследуя кровеносную систему тритонов, я получил подтверждение того факта, что от артериальных дуг, образующих корни аорты, отходит одна или две тонких артерий в кожу шеи (рис. 1,

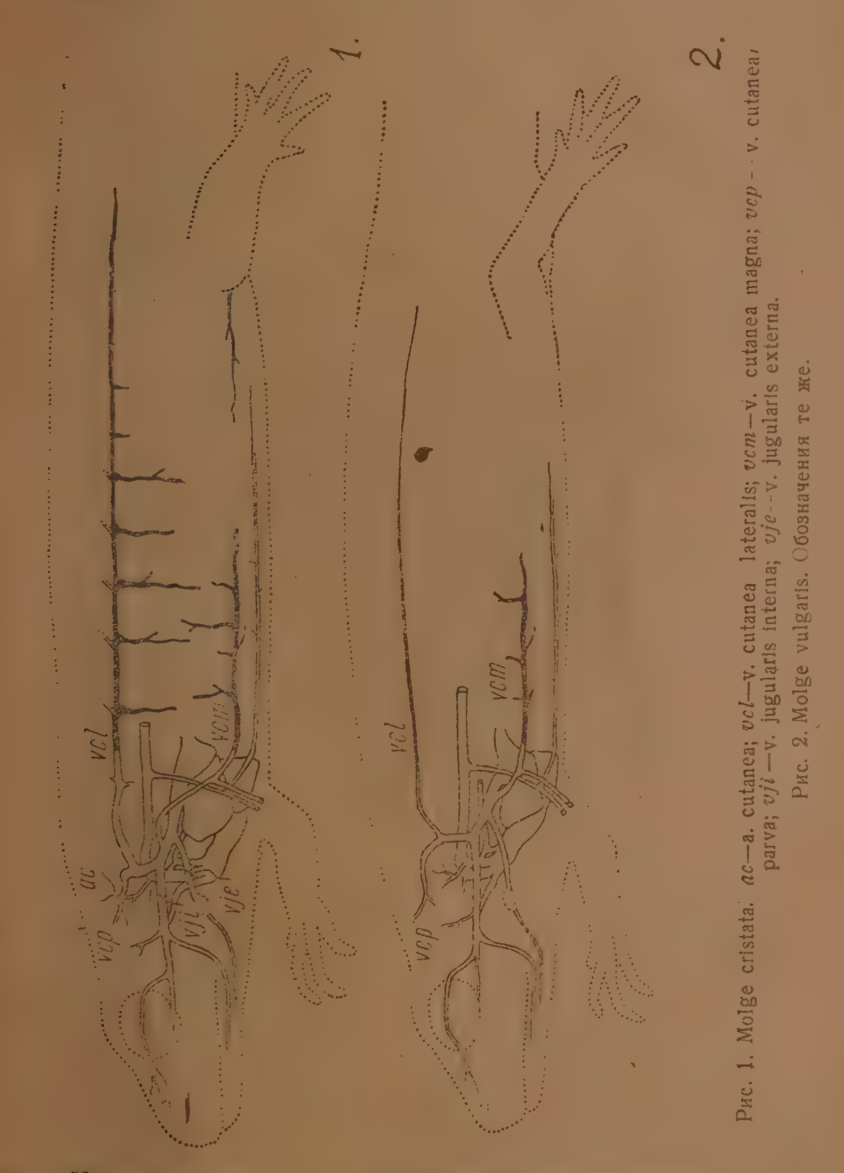


Рис. 1. Molge cristata. *ac*—a. cutanea; *vcl*—v. cutanea lateralis; *vcm*—v. cutanea magna; *vcp*—v. cutanea parva; *vji*—v. jugularis interna; *vje*—v. jugularis externa.

Рис. 2. Molge vulgaris. Обозначения те же.

2 ac). Положение места их отхождения может варьировать. Так, у некоторых экземпляров они берут начало от передней стенки второй артериальной дуги, а у других—почти от самого боталлова протока четвертой дуги.

Наличие у Urodela не одной, а двух-трех кожных артерий (aa. cutanea) получает объяснение, если проследить развитие этих сосудов.

У личинок Molge cristata длиной 40—50 мм (рис. 3), имеющих хорошо развитые наружные жабры, отсутствуют какие-либо кожные артерии, отходящие от жаберных сосудов. Соответственно трем наружным жабрам от первой, второй и третьей артериальных дуг отходят по два сосуда в наружные жабры.

Сосуд, приносящий кровь (a. afferens branchialis), расположен вдоль вентрального края наружной жабры; сосуд, выносящий кровь (a. efferens branchialis),—вдоль дорзального. Все три выносящие жаберные артерии соединяются почти в одной точке и образуют корни аорты. Четвертая артериальная дуга, от которой отходит легочная артерия, не имеет своей наружной жабры, но ее дорзальный конец соединен с выносящей артерией третьей наружной жабры. Вследствие этого легочная артерия личинок тритонов получает часть артериальной крови из последней жабры (что сходно с Dipnoi и кистеперыми).

У молодых особей M. cristata, недавно потерявших наружные жабры (рис. 4), в шейной области между кожей и железой замечается присутствие трех пар небольших сосудов с каждой стороны. Каждая пара таких сосудов, которые почти слиты друг с другом по своей длине и сильно покрыты пигментом, представляет остатки приносящей и выносящей артерии соответствующей наружной жабры. У взрослых особей M. cristata (рис. 5) этих сосудов не наблюдается, но в то же время имеются описанные выше кожные артерии (aa. cutanea «ac»), положение которых относительно кожи шеи и места отхода от дуг артерий весьма сходно с положением остатков наружножаберных сосудов молодых особей.

Отсутствие последовательных и точных наблюдений над развитием кожных артерий тритонов не дает мне возможности говорить с уверенностью, что кожные артерии развиваются из остатков наружножаберных артерий, проксимальные части которых остаются под кожей после метаморфоза личинок. Однако приведенные наблюдения делают это предположение довольно вероятным. Сходное наблюдение было сделано Боасом (Boas, 1883) над Menopoma. Он отмечает отхождение от второй и третьей артериальных дуг маленьких сосудов и считает их рудиментами жаберных сосудов. Об их отношении к кожным артериям он ничего не говорит. V. cutanea magna и v. cutanea lateralis. У тритонов присутствуют, как мной выяснено, две кожные вены. Одна из них (рис. 1, 2, vcm) наблюдалась Бетге и была им обозначена как v. cutanea magna. Эта вена, начинаясь впереди пояса задних конечностей, идет вдоль края брюшной мускулатуры к передней конечности и соединяется передним концом с v. subclavia. По пути принимает венозные ветви из кожи боков и брюха. Вторая вена (рис. 1, 2, vcl) идет параллельно первой, но значительно более дорзально, вдоль границы спинной и боковой мускулатуры. Начинаясь в хвостовой области, она проходит в туловищной части тела, сопровождаемая боковым нервом (r. lateralis n. vagi) и передним концом соединяется с v. jugularis interna. Недалеко от соединения с яремной веной она принимает ветвь из мускулатуры и кожи шеи (v. cutanea parva, vcp), а в туловищной своей части дает ряд ветвей в кожу боков тела.

У личинок тритонов эта вена хорошо развита и носит название v. lateralis. Это заставило меня обозначить ее у взрослых особей как v. cutanea lateralis в отличие от более вентрально проходящей v. cutanea magna. Последняя отсутствует у личинок и развивается лишь ко времени метаморфоза в виде кожной ветви подключичной вены (v. subclavia).

Причина отсутствия описания v. cutanea lateralis в работе Бетге заключается в том, что им исследовалась кровеносная система Tri-

ton taeniatus (M. vulgaris), а у этого вида она очень слабо развита, имеет форму тонкого, почти редуцированного сосуда. Лишь ее передняя ветвь v. cutanea parva (рис. 2, vcp) достаточно хорошо развита и была отмечена Бетге на его рисунках.

Совсем другой вид имеет v. cutanea lateralis у гребенчатого тритона (Molge cristata, рис. 1, vcl), у него она сильно развита и имеет большой диаметр в месте соединения с v. cutanea parva (vcp).

Присутствие у тритонов двух кожных вен имеет весьма большое значение для сравнительно-анатомического исследования. Получает-

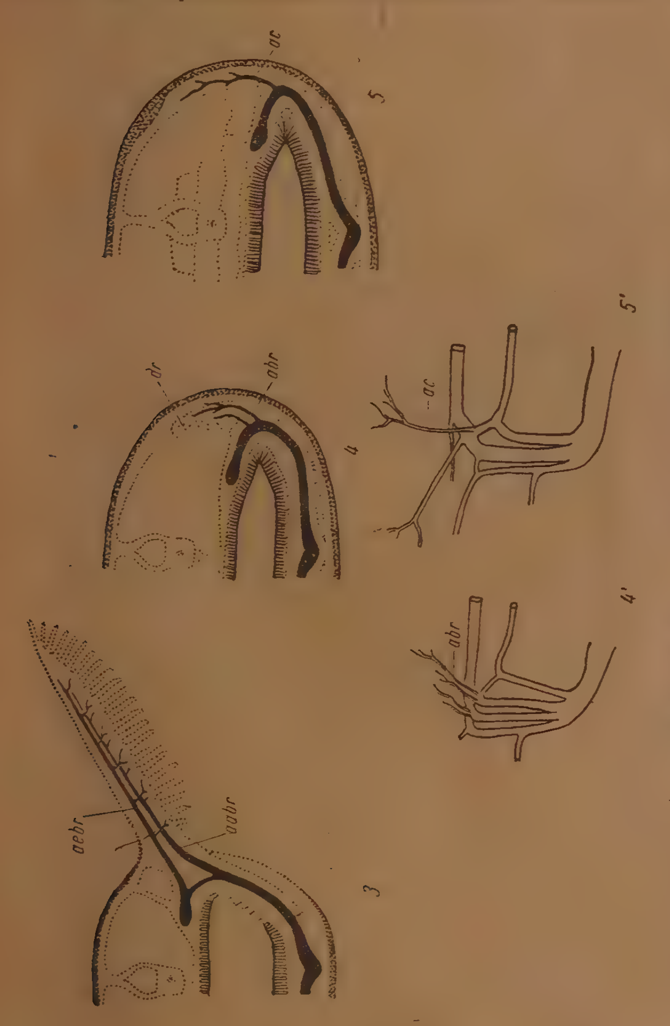


Рис. 3. Личинка M. cristata (длина 50 мм)—сосуды третьей наружной жабры. *aabr*—a. afferens branchialis; *aebr*—a. efferens branchialis.

Рис. 4. Молодой M. cristata после редукции наружных жабер; *dr*- железа; *abr*—остатки наружных жаберных сосудов.

Рис. 5. Взрослый M. cristata.

Рис. 5. *ac*- a. cutanea.

ся возможность разъяснить ту путаницу, которая имеет место в настоящее время в отношении обозначения кожных вен, и согласовать терминологию с истинной гомологией сосудов.

Так, например, сравнение положения латеральной кожной вены тритона v. cutanea lateralis с положением единственной кожной вены саламандр и других Urodela, обозначаемой как v. cutanea magna, показывает, что это один и тот же сосуд; поэтому следует изменить название кожной вены этих Urodela и обозначать ее не как v. cutanea magna, а как v. cutanea lateralis.

Название v. cutanea magna необходимо сохранить за вентрально расположенной кожной веной Urodela, представленной у тритонов, так как только этот сосуд гомологичен единственной кожной вене (v. cutanea magna) Anura.

Ranidae

A. cutanea magna. Общий ствол кожно-легочной артерии (a. pulmo-cutanea) делится на две ветви, из которых одна идет в легкое (a. pulmonalis), а другая, поднимаясь в дорзальном направлении почти до слуховой капсулы, пронизывает мускулатуру и выходит к внутренней поверхности кожи в виде большой кожной артерии (a. cutanea magna, рис. 6, ap, acm). Перед выходом в кожу кожная артерия отдает несколько веточек, связывающих ее с системой затылочных и челюстных артерий. В коже туловища она

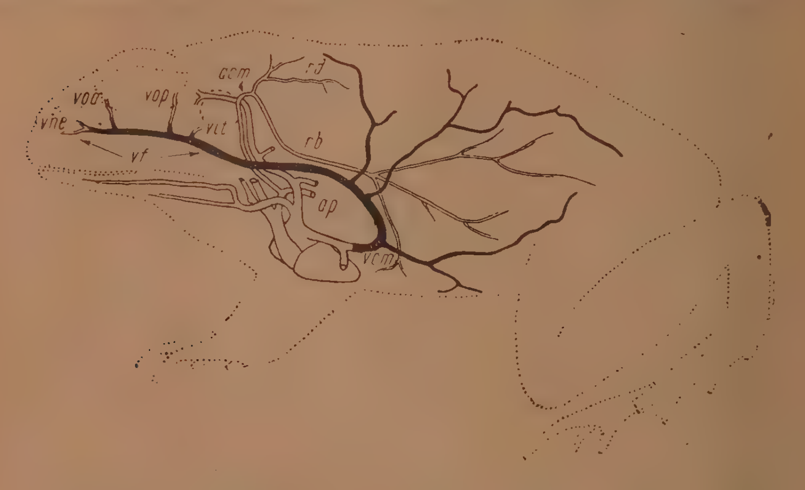


Рис. 6. Rana temporaria. *acm* — a. cutanea magna; *rd* — ramus dorsalis; *rb*—ramus lateralis; *vcm*—ramus v. cutanea magna; *vf*—v. facialis; *vne* — v. nasalis externa; *voa*—v. orbitalis anterior; *vop*—v. orbitalis posterior; *vit*—v. infratympanica

дает две крупные ветви. Одна из них (rd) идет вдоль спины (r. dorsalis), другая (rb) спускается на латеральную сторону.

У группы зеленых лягушек, почти не покидающих водоема в течение всего лета (R. ridibunda, R. esculenta), прогрессивно развивается дорзальная ветвь, обильно снабжающая кровью кожу спины. Повидимому, эта особенность есть адаптивный признак, связанный с их образом жизни, так как кожа спины более других частей тела имеет соприкосновение с атмосферным воздухом.

У группы серых травяных лягушек, ведущих более сухопутный образ жизни, наибольшего развития достигает латеральная ветка кожной артерии, что связано с более равномерной аэрацией поверхности тела.

Большая кожная вена (v. cutanea magna)—весьма крупный, сильно развитый сосуд. Передняя ее часть, проходящая вдоль верхней челюсти, носит название v. facialis (Ecker) и функционирует как верхнечелюстная вена, так как своими ветвями собирает кровь из обонятельной области (v. nasalis externa), из области глазницы (v. orbitalis anterior и v. orbitalis posterior) и из слуховой области (v. infratympanica).

Ствол v. cutanea magna, собирающий кровь из всех перечисленных сосудов, проходит над передней конечностью. Через ряд ветвей он собирает кровь из кожи туловища и опускается до границы брюшной мускулатуры, а затем направляется к передней конечности и впадает в v. subclavia. Длина петли, которую образует изгиб v. cutanea magna, значительно больше у зеленых лягушек, чем у серых.

Развитие v. cutanea magna у R. ridibunda начинается на стадиях, когда у головастиков явственно видны задние конечности (рис. 7, 8, 9, 10, vcm). В это время (рис. 7) зачаток кожной вены имеет вид маленькой прямой веточки, отходящей от v. subclavia приблизительно на высоте боковой границы брюшной мускулатуры. Форма

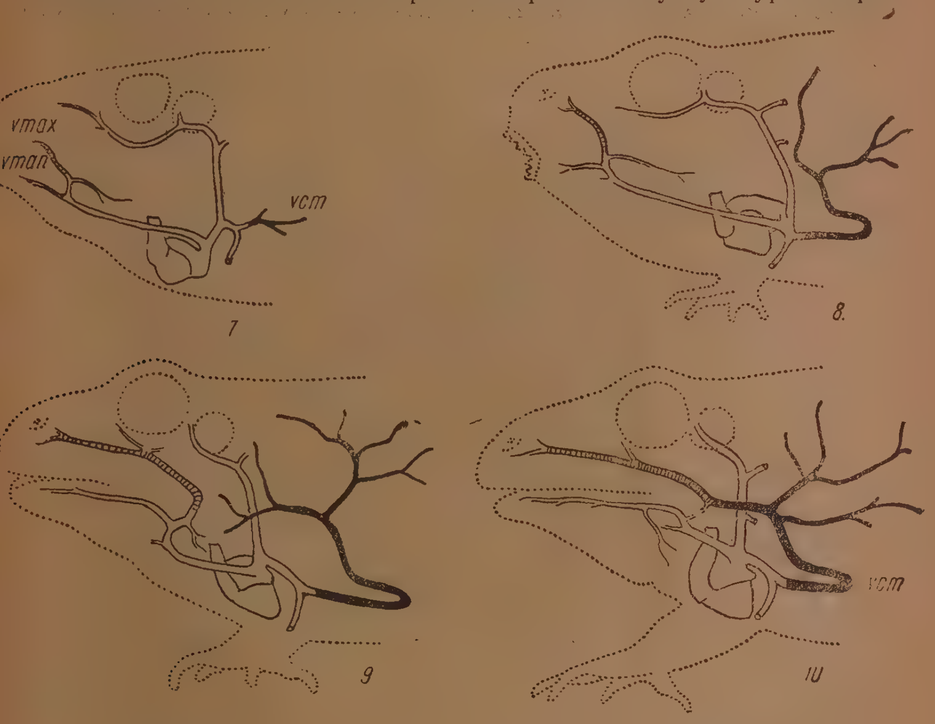


Рис. 7, 8, 9, 10. Развитие v. cutanea magna у R. ridibunda

и положение кожной вены на этой стадии весьма сходны с формой и положением вентральной вены Urodela (v. cutanea magna тритонов).

В процессе дальнейшего развития кожная вена Ranidae получает искривленную форму, так как ее концевые ветви разрастаются в сторону головы (рис. 8, 9—стадия четырех конечностей). Ко времени метаморфоза, когда происходит редукция хвостового плавника, v. cutanea magna настолько разрастается, что достигает своими конечными ветвями верхнечелюстной вены (v. maxilaris), отходящей от v. jugularis externa, и соединяется с ней (анастомозирует) (рис. 10). В дальнейшем связь между верхнечелюстной веной и v. jugularis externa редуцируется, а связь ее с v. cutanea magna прогрессивно развивается.

У взрослой особи верхнечелюстная вена представлена как передняя часть v. cutanea magna и носит название v. facialis.

Путь развития кожной вены Ranidae ясно указывает на тот процесс эволюции, в результате которого кожная вена взрослых особей приняла функцию верхнечелюстной вены.

Pelobatidae (Pelobates fuscus)

A. cutanea magna имеет положение, сходное с ее положением у Ranidae. Ее дорзальная ветвь (r. dorsalis) и одна или несколько латеральных ветвей (rr. laterales) развиты одинаково хорошо и приносят кровь в кожу спины, боков и брюха (рис. 11). V. cutanea magna не соединяется с верхнечелюстной веной, как у Ranidae. Отойдя от подключичной вены толстым стволом, она дает группу ветвей в кожу боков тела. Такая форма кожной вены Pelobatidae,

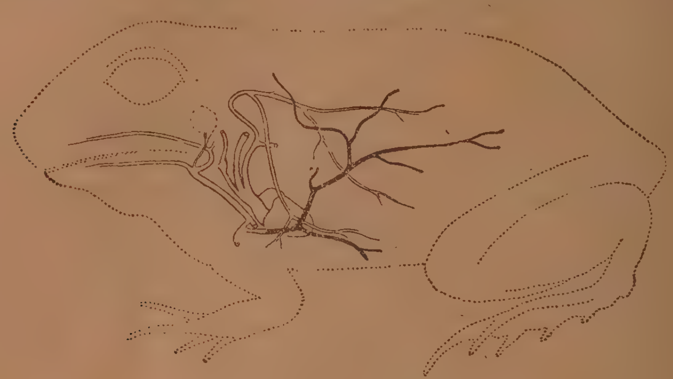


Рис. 11. Pelobates fuscus

несомненно, более примитивна, чем форма кожной вены Ranidae. Это доказывается тем, что у Ranidae такую форму она имеет лишь на начальных стадиях развития.

Bufonidae [B. bufo и B. viridis (рис. 12)]

A. cutanea представлена сильно развитой дорзальной ветвью (r. dorsalis), латеральная ветвь отсутствует. Имеется веточка кожной артерии, отходящая в паротидную железу. Кожная артерия проходит вдоль тела несколько более вентрально, чем у других семейств Anura, т. е. не вблизи спинных мускулов, а по верхней части латеральной стороны. Такое положение до некоторой степени компенсирует отсутствие латеральной ветви. V. cutanea magna в общем имеет такую же форму, как у Pelobatidae.

Некоторое отличие в том, что она почти совершенно не имеет формы цельного сосуда, так как сразу же после отхождения от подключичной вены разделяется на несколько ветвей.

Discoglossidae (Bombina bombina)

A. cutanea представлена дорзальной ветвью (r. dorsalis), латеральная ветвь (r. lateralis) отсутствует.

Система кожных вен весьма своеобразна. Большая кожная вена (v. cutanea magna) имеет вид редуцирующегося короткого сосуда, расположенного на границе брюшной и боковой мускулатуры (рис. 10, vcm). Она собирает кровь частично из кожи, частично из мускулов брюха и приносит ее в подключичную вену (v. subclavia).

Главная масса крови из кожи боков и кожи спины собирается веной, проходящей более дорзально («vcpm»). Эта вена в отличие от cutanea magna весьма сильно развита. Она проходит вдоль латеральной стороны всего тела и соединяется передним концом с челюстными венами. Несколько позади передней лапы она, кроме того, имеет соединение с v. jugularis interna через соединительную ветвь, отходящую от v. jugularis interna в дорзальном направлении. Вслед-



Рис. 12. Bufo viridis

ствие наличия двух соединений одна порция крови поступает в v. jugularis interna через соединительную ветку, а другая движется вперед по основному ство́лу вены и вливается вблизи угла челюстей в v. jugularis interna в точке, где последняя берет свое начало от слияния верхнечелюстной и нижнечелюстной вен.

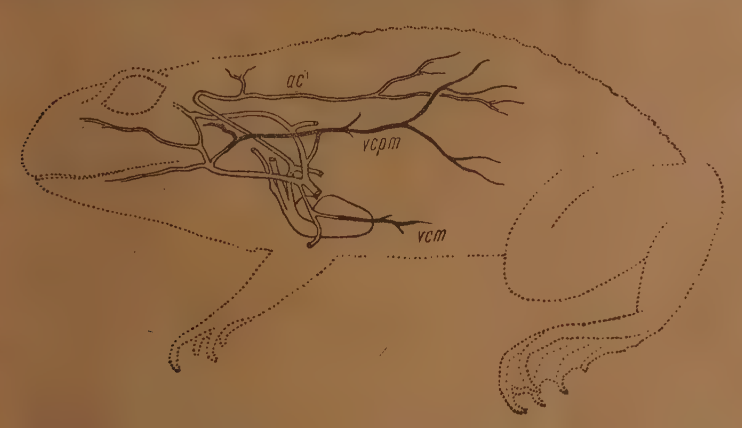


Рис. 13. Bombina bombina, *vcm*—v. cutanea magna; *vcpm*—v. cutanea postmaxillaris.

Положение этой кожной вены Bombina bombina таково, что дает возможность обозначить ее как v. cutanea postmaxilaris, т. е «позади челюстная кожная вена». Насколько мне известно, она еще не описывалась, а представляет интерес как сосуд, отсутствующий у других Anura, и сосуд, функционально почти целиком заменяющий большую кожную вену (v. cutanea magna).

Прогрессивное развитие у Bombina v. cut. postmaxilaris и редукция v. cutanea magna объясняются, повидимому, тем, что Bombina наиболее водная форма среди всех наших Anura.

При плавании в воде с атмосферным воздухом соприкоснется преимущественно кожа спины и верхней части латеральной стороны тела, поэтому развитие кожно-дыхательной вены, занимающей значительно более дорзальное положение, чем v. cutanea magna, имеет в данном случае адаптивный характер, связанный с тем, что кожа дорзальной части тела находится в лучших условиях аэрации, чем другие части тела.

Гомология кожных сосудов Anura и Urodela

Кожная артерия Anura a. cut. magna, которая всегда отходит от общего ствола с легочной артерией, гомологична одной из нескольких кожных артерий Urodela (aa. cutanea), отходящих как от дуг аорты, так и от боталлова протока последней артериальной дуги. На это указывает развитие кожной артерии у Anura и у Urodela. У личинок Urodela кожные артерии развиваются (как уже выше говорилось) из остатков сосудов наружных жабер. Эти сосуды не редуцируются в своих проксимальных частях и после рассасывания наружных жабер преобразуются в кожные артерии, снабжающие кровью кожу шеи. Один из этих сосудов (приносящая артерия третьей жабры) связан с боталловым протоком четвертой артериальной дуги, не имеющей своей наружной жабры. Оставаясь во взрослом состоянии, он функционирует как кожно-дыхательная артерия a. cutanea Urodela.

У личинок Anura первые стадии развития a. cut. magna, когда происходит смена наружных жабер внутренними, мной не были прослежены, так как это возможно только при использовании микроскопической методики. У достаточно крупных личинок Pelobates fuscus, имеющих слабо развитые задние конечности, a. cutanea magna имеет форму короткой веточки, отходящей от боталлова протока и оканчивающейся в коже шеи.

Это положение весьма сходно с положением кожной артерии у взрослых особей Urodela, что указывает на гомологию сосудов и на то, что кожные артерии взрослых форм Anura и Urodela различаются только степенью прогрессивного развития. У Urodela кожная артерия питает кровью только кожу шеи, тогда как у Anura она развивается настолько сильно, что питает кожу почти всего тела.

У взрослых особей Anura четвертая артериальная дуга теряет соединение с корнями аорты вследствие редукции боталлова протока. Однако кожная артерия продолжает сохранять связь с четвертой дугой, принимая форму ветви легочной артерии.

Сравнение кожных вен дает возможность сделать вывод, что в обоих отрядах сохраняется общая схема их расположения, представленная двумя идущими вдоль тела сосудами. Один проходит вдоль спинной мускулатуры (v. cutanea lateralis), другой—вдоль брюшной (v. cutanea). У большинства Urodela (саламандра и др.) присутствует одна толька вена (v. cutanea lateralis). У тритонов одновременно с ней присутствует и вторая вена (v. cutanea magna), так что у последних схема кожных вен является полной.

Интересно было бы проследить смену функций этой системы двух кожных вен в течение филогенеза. Некоторые указания могут быть получены, если принять во внимание функцию этих вен у личинок. Так, латеральная кожная вена (v. cutanea lateralis) развивается весьма рано и функционирует как сосуд, собирающий кровь из миомер мускулатуры и лимфу из лимфатических сердец.

Большая кожная вена (v. cutanea magna) у личинок Urodela развивается значительно более поздно, только перед метаморфозом и с самого начала функционирует, повидимому, как кожный сосуд.

Интересно отметить, что обе вены проходят под кожей тела таким образом, что их положение совпадает с положением органов боковых линий. Средняя боковая линия соответствует положению v. cutanea lateralis в ее туловищной части, нижняя боковая линия соответствует положению v. cutanea magna.

Кожная вена Anura гомологична вентральной вене Urodela (v. cutanea magna тритонов). Как у Anura, так и у Urodela она развивается путем отрастания от v. subclavia венозной ветви, проходящей вдоль края брюшной мускулатуры.

Боковая кожная вена Urodela (v. cutanea lateralis) не сохраняется во взрослом состоянии у Anura. Однако у личинок Anura она представлена в виде боковых хвостовых вен (vv. candalis laterales).

ЛИТЕРАТУРА

1. Bethge E., Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 63, 1898.—2. Boas I. E., Morphol. Jahrbüch., Bd. VI, 1880.—3. Он же, Morphol. Jahrbüch., Bd. VII, 1882.—4. Он же, Morphol. Jahrbüch., Bd. VIII, 1883.—5. Ecker A., Die Anatomie des Frosches. Abth. 2, Freiburg, 1881.—6. Fedorowicz Z., Bull. de l'Acad. des Sc., Cracov, 1914.—7. Field H., Anat. Anz., Bd. VIII, 1893, Bd. IX, 1894.—8. Gaupp E., Ecker A., Wiederscheim R., Anatomie des Frosches, Braunschweig, 1896.—9. Goette, Die Entwickelungsgeschichte der Unke, 1875.—10. Goodrich E. S., Studies on the structure and development of vertebrates, London, 1930.—11. Grodzinski Z., Bull. Int. Acad. Polon. Sci. Let. Cracowie, Sér. B, 1925.—12. Hochstetter, Ergebnisse Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. III, 1893.—13. Он же, Die Entwickelung des Blutgefässystems der Wirbeltiere, Hertwig Handbuch der v. u. e. Entwickelungslehre der Wirbeltiere, Bd. 3, Teil 2, Jena, 1906.—14. Hoyer und Udziela, Morph. Jahrbüch., Bd. 44, 1912.—15. Ihle I., van Kampen P., Nierstrasz H., Versluys I., Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Berlin, 1927.—16. Malbranc M., Zeit. f. wiss. Zool., vol. XXVI, 1876.—17. Marcus H., Morphol. Jahrbüch Bd., 38, 1908.—18. Mauer F., Morphol. Jahrbüch., Bd. 14, 1888.—19. Он же, Die Epidermis und ihre Abkömlinge, 1895.—20. Он же, Jahrb., Bd. 25, 1898.—21. Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere von Keibel, H. II, 1910.—22. Rooy, Jen. Zeitschr., Bd. 35, 1907.—23. Schulze F., Archiv. f. micr. Anat., Bd. VI, H. I, 1870.—24. Versluys I., Naturwiss. Wochenschr., N. F., Bd. 8, 1909.—25. Weliky W., Zool. Anz., Bd. VII, 1884.—26. Wiederscheim R., Die Anatomie der Gymnophionen, 1879.—27. Он же, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Jena, 1893.—28. Он же, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Jena, 1906.

CUTANEOUS VESSELS OF AMPHIBIA

by L. Medvedev

Laboratory of Morphology, Institute of Zoology, Moscow State University

1. The cutaneous artery of Urodela (a. cutanea) has the appearance of a small branch passing from the fourth arterial arch into the skin of the neck. It is possible that it develops from the external branchial artery which does not become entirely reduced. Blood reaches the skin of the trunk through two branches namely a. vertebralis collateralis and a. sternalis.

2. In young larvae of Anura the cutaneous artery occupies the same position as in adult individuals of Urodela. At that time it has the shape of a small branch arising from the ductus Botalii. By the onset of metamorphosis it becomes so greatly developed that it is seen to run along the lateral side of the whole body.

3. The form of the cutaneous artery differs in various families of Anura, since in Ranidae and Pelabatidae it divides into two branches—a lateral and a dorsal one. In Bufonidae and Discoglossidae it has no lateral branch.

4. The system of cutaneous veins in Urodela is represented by two veins. One of them passes along the border of the muscles of

the back, continuing itself into the tail (v. cutanea lateralis), while the other follows the border of the abdominal musculature (v. cutanea magna). The former develops from the v. lateralis of larvae; the latter forms a branch given off by v. subclavia.

5. In newts both veins are developed. In salamanders only v. cutanea lateralis is present.

6. In Anura in the adult condition v. cutanea lateralis is absent. The great cutaneous vein (v. cutanea magna) of Anura is homologous with the ventral vein of Urodela (i. e. with v. cutanea magna of newts), as it occupies a similar position with regard to muscles and joins v. subclavia.

7. In families of Anura the cutaneous vein has a quite different form and position. In Pelobatidae and Aufonidae it runs laterally, giving off numerous branches into the skin of the sides. In Ranidae the cutaneous vein is connected with the maxillary vein during the period of metamorphosis. The latter vein loses its connection with v. jugularis externa, being represented as the anterior part of the cutaneous vein in adult individuals. In Dicoglossidae v. cutanea magna is in a reduced state, being functionally replaced by a more distally passing post-maxillary vein (v. cutanea postmaxilaris).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 3

К ВОПРОСУ О РОДСТВЕННЫХ ОТНОШЕНИЯХ И ПРОИСХОЖДЕНИИ ПЕСКАРЕЙ БАССЕЙНА РЕКИ АМУРА

А. Я. Таранец

I. ВВЕДЕНИЕ

Пескари (подсемейство Gobiini [1] семейства Cyprinidae) в Европейской части Союза и Сибири представлены только одним родом. Гораздо богаче родовой состав этого подсемейства в Амуре, где, по данным Л. С. Берга (4), известно 9 родов. Наибольшее разнообразие пескарей наблюдается в Китае. По данным Рендаль (16, 17). там насчитывается 12 родов подсемейства.

В настоящей работе нами подсемейство Gobiini принимается в том объеме, какой ему придают Берг (2, 3) и Рендаль (16, 17). От включения в него родов Hemibarbus и Paracanthobrama Blecker, как то делает Чу (У. Т. Chu, 7, р. IX, 6), мы предпочли воздержаться.

Систематическое положение многих родов пескарей до настоящего времени далеко не ясно. Среди исследователей, изучавших пескарей с точки зрения их систематических отношений, нет единогласия в этом вопросе. Достаточно указать, например, на то, что роды Leucogobio и Gnathopogon на протяжении нескольких последних десятилетий разными авторами попеременно то вносились в род Gobio, то выделялись в качестве одного или двух самостоятельных родов. Почти той же участи подвергались роды Chilogobio и Sarcochilichthys.

Указанные разногласия являются следствием того, что в основу различий между родами клались преимущественно внешние признаки, именно—форма головы, рта и челюстей; наличие или отсутствие усиков, строение губ, число пор в боковой линии, положение спинного плавника, положение анального отверстия и т. п. Из остеологических особенностей принимались во внимание главным образом форма и расположение окологлазничных костей, формула глоточных зубов и наличие или отсутствие капсулы, заключающей передний отдел плавательного пузыря. Следует заметить, что относительно многих родов и видов до последнего времени не было выяснено, заключен ли у них плавательный пузырь в капсулу или нет.

Как показано ниже, детальное изучение краниологических особенностей, строения позвоночника, плавательного пузыря и капсулы, заключающей его передний отдел у некоторых родов, позволяют значительно уточнить наши познания о родственных отношениях различных родов пескарей. Автор глубоко убежден в том, что в дальнейшем исследования систематического состава пескарей могут дать плодотворные результаты лишь при тесной увязке внешних морфологических признаков с их анатомическими (и в особенности остеологическими) особенностями.

В связи с обнаружением нового рода и вида пескаря в бассейне Амура (Таранец, 19) нами летом 1935 г. был собран материал по

---

[1] Так называет это подсемейство Л. С. Берг; авторы, исследующие ихтиофауну Китая, обычно применяют несколько видоизмененное название Gobioninae.

остеологии и строению плавательного пузыря и кишечника у большинства видов пескарей, обитающих в Амуре. Помимо этого материала и многочисленных сборов амурских пескарей, автор исследовал ряд пескарей из Китая, большинство которых прислано д-ром Tschung-Lin Tschang (Чун-лин Чан) и из Европейской части Союза и Сибири, присланных Г. В. Никольским и Б. С. Лукашом. Указанным лицам автор приносит глубокую благодарность.

В общей сложности автором изучены следующие представители пескарей:

1. Gobiobotia pappenheimi Kroyenberg из Амура.
2. Rhinogobio sp. из Ян-цзы-цзана (1 экземпляр).
3. Armatogobio dabryi (Bleeker) из Амура.
4. Saurogobio dumerili Bleeker из Китая (Tchang, 1 экземпляр).
5. Rostrogobio amurensis Taranetz из Амура.
6. Pseudogobio rivularis (Basilewsky) из Амура и 1 экземпляр из Китая.
7. Gobio gobio (Linne) из Амура и Европейской (Hopsi) части Союза.
8. Gobio gobio sibiricus Nikolsky из р. Нуры (2 экземпляра).
9. Gobio gobio lepidolaemus Kassler из Ферганской области (2 экземпляра).
10. Gobio soldatovi Berg из Амура.
11. Gobio sp. (близкий к G. uranoscopus) из Амура.
12. Gobio albipinnatus Lukasch (-uranospus?) из Кирова.
13. Gnathopogon ussuriensis (Berg) из Амура.
14. Gnathopogon tsinanensis (Mori) из Китая (пров. Honan 1 экземпляр).
15. Paraleucogobio soldatovi Berg из Амура.
16. Chilogobio soldatovi Berg из Амура.
17. Chilogobio nigripinnis (Günther) из Китая (пров. Hopei, 1 экз.).
18. Sarcochilichthys sinensis lacustris (Dybowski) из Амура.
19. Ladislavia taczanovskii Dybowski из Норы (приток Зеи, бассейн Амура, 1 малек плохой сохранности).
20. Pseudorasbora parva (Schlegel) из Амура и 1 экземпляр из Китая.

II. РАССМОТРЕНИЕ ОСНОВНОЙ ЗАКОНОМЕРНОСТИ

При рассмотрении строения черепа и других систематических особенностей амурских пескарей прежде всего бросается в глаза тот факт, что если роды и виды расположить в определенном порядке, то наблюдается довольно закономерное постепенное изменение признаков от Armatogobio к Sarcochilichthys [1]. Этот порядок таков: Armatogobio, Rostrogobio, Pseudogobio, Gobio, Gnathopogon, Paraleucogobio, Chilogobio, Ladislavia, Sarcochilichthys.

Перейдем к рассмотрению указанной закономерности по отдельным признакам.

У всех Gobiini хрящевые элементы в области крыши черепа почти не развиты. Имеется лишь небольшая хрящевая перетяжка в районе заднего края орбит и скопления хряща в задних боковых частях крыши. Таким образом, можно считать, что сверху в хрящевом черепе имеются два больших отверстия—переднее в межглазничном пространстве и заднее на затылке (рис. 1, 2). Переднее отверстие узкое у Armatogobio, Rostrogobio и Gobio, его ширина в задней части у этих родов составляет одну треть и менее его длины.

[1] Из этой закономерности выключаются лишь роды Gobiobotia и Pseudorasbora, некоторыми особенностями отличающиеся от других родов. Несколько, но не резко, отклоняется Ladislavia.

У Gnathopogon ussuriensis отверстие несколько шире, его ширина немного более одной трети длины. У Chilogobio, Paraleucogobio и Sarcochilichthys относительно шире (ширина более половины длины). Такую же форму, как у последних трех родов, указанное отверстие имеет и у Pseudogobio. Форма переднего отверстия стоит в связи с общей формой черепа, который у Armatogobio, Rostrogobio и Gobio имеет более удлиненную форму, чем у остальных родов.

Под передним отверстием в его задней части расположены лишь частично или почти полностью доли переднего мозга; под задним (затылочным)—обонятельные лопасти и мозжечок. У Armatogobio и

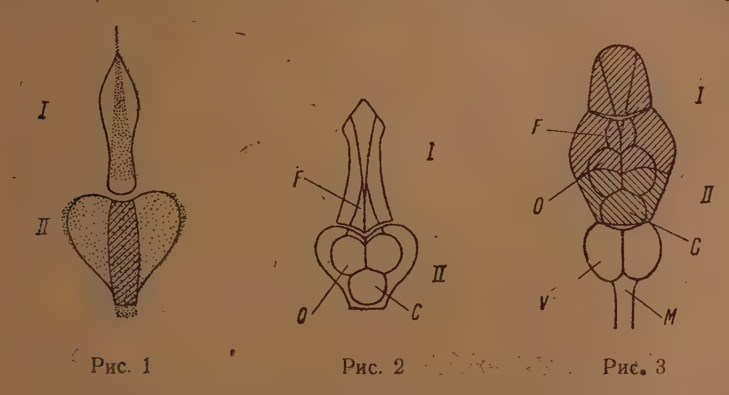


Рис. 1 Схема расположения отверстий в крыше черепа и пигментации у Armatogobio dabryi. *I* — межглазничное отверстие в хрящевой крыше черепа; *II* — затылочное. Точками обозначены соответствующие скопления пигмента. Косой штриховкой показано продольное отверстие в костной крышке черепа

Fig. 1. Arrangement of openings in roof of skull and pigmentation of Saurogobio dabryi. *I*—interorbital opening in cartilaginous roof of skull; *II*—occipital opening. Concentration of pigment is marked by dots. Oblique lines show longitudinal fontanelle in bony roof of cranium

Рис. 2. Схема расположения отверстий в хрящевой крыше черепа и головного мозга у Gnathopogon ussuriensis. *I* — межглазничное отверстие; *II* — затылочное; *F*—передний мозг; *O*—оптические лопасти; *C*—мозжечок

Fig. 2. Arrangement of opening in cartilaginous roof of skull and brain of Gnathopogon ussuriensis. *I*—interorbital opening; *II*—occipital opening; *F*—forebrain; *O*—optic lobes; *C*—cerebellum

Рис. 3. Схема расположения отверстий в хрящевой крыше черепа и головного мозга у Carassius auratus gobelio. Обозначения, как на предыдущих рисунках. *V* — доли блуждающего нерва; *M*—продолговатый мозг. Линия поперек отверстия *II* обозначает границу между frontalia и parietalia

Fig. 3. Arrangement of openings in cartilaginous roof of cranium and brain of Carassius auratus gobelio. Designations identical with those of previous figures. *V*—a bobe of the vagus nerve. *M* — meyelencephalon. The line across opening *II* designates boundary between frontalia and parietalia

Rostrogobio затылочное отверстие имеет вазообразную форму, причем направленная назад суженная «ножка» вдается в область supraoccipitale (рис. 1).

Отверстиям в хрящевой части черепа довольно хорошо соответствует пигментация внутренней стороны костной крыши черепа. Она состоит из двух пятен—межглазничного конической формы, сужающегося кпереди, нередко разделенного продольной непигментированной полоской на две части, и затылочного, обычно почти сердцевидного, у Armatogobio и Rostrogobio вдающегося в область supraoccipitale.

У Gobio ussuriensis межглазничная пигментация редуцирована до двух небольших продолговатых скоплений в области задней половины межглазничного отверстия.

В костной крыше черепа у Armatogobio, Rostrogobio и Pseudogobio имеется продольное отверстие, расположенное в районе parietalia и задних частей frontalia. У остальных родов правая и левая frontale и parietale соединены между собой швом на всем протяжении. По данным Сагемэля (18), это отверстие имеется и у представителей других подсемейств Cyprinidae.

На рис. 2 для сравнения дана схема строения отверстий в хрящевой части крыши черепа и относительного расположения головного мозга у Carrasius auratus gibelio (по экземпляру из окрестностей Владивостока). Обращает внимание другая форма отверстий и несколько иное относительное расположение отдельных частей мозга, а также сильное развитие долей блуждающего нерва, которые у подсемейства Gobiini не развиты. Повидимому, строение отверстий в хрящевой части черепа и головного мозга явятся существенными признаками для выяснения систематического положения отдельных подсемейств карповых.

Рис. 4. Ethmoidale medium (вид сверху). *a*—Sarcochilichtys; *b*—Armatogobio: *c*—Gobio.

Fig. 4. Ethmoidale medium (dorsal view). *a*—Sarcochilichtys; *b*—Armatogobio; *c*—Gobio

Рис. 5. Изменение некоторых признаков от Saurogobio к Sacrochilichtys.
Fig. 5. Variation of certain features from Saurogobio to Sarcochilichtys

Ширина ethmoidale medium в процентах его длины.
Width of ethmoidale medium in % of its length.
Длина заднего отростка тазовой кости в процентах ее длины.
Length of posterior process of pelvic bone in % of its length.
Длина заднего отдела плавательного пузыря в процентах длины без C.
Length of hind part of air bladder in % of length without C.
Ширина maxillare в процентах ее длины.
Width of maxillare in % of its length.
Длина предглазничной кости в процентах ширины черепа.
Length of praeorbital in % of the width of skull.

1—Armatogobio dabryi; *2*—Rostrogobio amurensis; *3*—Pseudogobio rivalaris; *4*—Gobio sp. (tenuicorpus); *5*—Gobio gobio; *6*—Gnathopogon ussuriensis; *7*—Paraleucogobio soldatovi; *8*—Chilogobio soldatovi; *9*—Sarcochilichtys sinensis lacustris

Строение ethmoidale medium у рассматриваемой группы варьирует очень сильно (рис. 4 и 5). У Armatogobio эта кость узкая и очень глубоко желобовидно вогнутая почти по всей длине; только небольшой, более широкий участок сзади имеет плоскую поверхность; бока несут по круглому отверстию. У Pseudogobio ethmoidale medium желобовидна только в передней суженной половине; задняя

широкая половина кости совершенно плоская. У следующих родов кость плоская или слабо вогнутая; суженная часть постепенно редуцируется и задняя расширенная увеличивается. Благодаря этому ethmoidale medium постепенно укорачивается и делается более широкой. У Gobio передняя часть имеется в виде маленького узкого отростка, направленного вперед. У Gnathopogon и Paraleucogobio эта часть зачаточна, а широкая задняя имеет расширение спереди. У Chilogobio, Ladislavia и Sarcochilichthys узкий отросток отсутствует и кость заметно расширяется спереди, образуя две направленные вперед и в стороны лопасти, соответствующие выступам сошника. Отмеченные лопасти особенно ясно выражены у Sarcochilichthys. Изменение формы ethmoidale medium и ряд других остеологических признаков даны в табл. 1 и рис. 5. Ethoidale laterale у всех родов несут направленные в стороны выросты. Характерной особенностью Pseudogobio, отличающей его от других родов, является то, что каждый вырост снизу образует горизонтальную площадку, слегка расширяющуюся к его наружному концу.

Фарингеальный отросток basioccipitale у Armatogobio не несет направленной назад сжатой с боков лопасти. У Rostrogobio и Pseudogobio имеются лишь зачатки. У всех остальных родов эта лопасть хорошо развита.

Предглазничная и подглазничные имеют различную форму у разных видов и в их строении нет каких-либо закономерных изменений.

Строение рта у представителей подсемейства Gobiini весьма разнообразно. Saurogobio, Rostrogobio и Pseudogobio имеют маленький нижний рот и бахромчатые губы. У Gobio рот нижний, но значительно больший и губы не бахромчаты. У Gnathopogon ussuriensis рот полунижний; у Paraleucogobio—конечный. Л. С. Берг (3, стр. 488—497) рот Sarcochilichthys и Chilogobio называет нижним. У рассматриваемых представителей, а также и вообще у всех пескарей образование нижнего рта из первоначального конечного происходило двумя отличными путями:

1. Путем перемещения всего рта в более нижнее положение и выпрямления нижнего профиля тела. Такой рост имеют Armatogobio, Rostrogobio, Pseudogobio и Gobio (нижний рот первого типа).

2. Путем укорочения нижней челюсти без значительного перемещения рта и уплощения нижнего профиля тела, который остается изогнутым, как и у родов, обладающих конечным ртом. Рот этого типа имеют Chilogobio, Sarcochilichthys и Ladislavia (нижний рот второго типа). Рот Gnathopogon ussuriensis, повидимому, представляет переходной этап между конечным ртом и первым типом нижнего рта.

Характерно, что первым типом рта, более удобным для придонного образа жизни, и прямым нижним профилем тела обладает группа родов, наиболее специализированные представители которых (Saurogobio, Rhinogobio и др.) лучше других родов приспособились и в отношении некоторых других особенностей к обитанию на дне (бахромчатые губы [1], редукция и заключение в капсулу плавательного пузыря). Роды же, обладающие менее приспособленным в этом отношении типом рта, приобретают другие особенности специализации, как, например, приострение нижней челюсти у Sarcochilichthys и Ladislavia. При этом нужно отметить, что имеются переходы от Paraleucogobio, имеющего конечный рот, к Sarcochilichthys. Весьма любопытно, что роды, имеющие нижний рот первого типа, всегда имеют усики в углах рта; у родов же со ртом второго типа усики нередко редуцированы или совсем отсутствуют.

[1] Повидимому, бахромчатые губы, так же как и усики, служат для ощупывания.

Таблица 1. Сравнение некоторых остеологических особенностей подсем. Gobiini.

Table 1. Comparison of some osteological features of the Subfam. Gobiini.

	Колич ство исследованных экземпляров Number of specimens examined	Длина тела без C 1 Length without C 1	Наибольшая ширина черепа Greatest width of skull (ws) в миллиметрах in millimeters	Наибольшая ширина черепа Greatest width of skull (ws) в процентах l in per cent of l	Длина ethmoidale medium (lem) в % к ws Length of ethmoidale medium (lem) in % of ws	Ширина e. m. в % lem Width of e. m. in % of lem	Длина urohyal (lu) в % к ws Length of urohyal (lu) % of ws	Высота urohyale в % lu Depth of urohyal in % of lu	Ширина горизонтальной части urohyale в % of lu Width of horizontal part of urohyale in % of lu	Длина maxillare (lm) в % ws Length of maxillary (lm) in % of ws	Наибольшая ширина maxillare в передней части в % lu Greatest width of anterior part of maxillary in % of lm	Длина предглазничной (lpr) в % Length of praeorbital (lpr) in % of ws	Ширина предглазничной в % lpr. Width of praeorbital in % of lpr.	Ширина первой подглазничной в % lpr. Width of first suborbital in % of lpr.	Длина основной части тазовой кости (lpb) в % ws Length of pelvic bone without hind process in % of ws	Длина заднего отростка тазовой кости в % lpb. Length of hind process of pelvic bone % of lpb.	Наибольшая ширина тазовой кости в % lpb. Greatest width of pelvic bone in % of lpb.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Armatogobio dabryi . .	3	133 — 186	12—14	9,1—9,2	58—61	41—55	64—74	34—38	41—42	62 - 69	52—53	72—82	40—41	ca 30	90—96	0	46—52
Rostrogobio amurensis . .	1	61	—			66	—	—	—	—	—	—	70	66	—	18,9	54
Pseudogobio rivularis . .	2	80	9,7— 9,8	12,1	51—53	56—60	68	36	32	61—63	44—48	62	68	67	72	30	47
Gobio sp. (cf. tenui corpus)	2	79 — 113	8,1 – 12,1	10,3—10,7	38—42	66—72	48	36	51	61	34	68	25	13	81	28	49
Gobio gobio	2	79 — 132	8,6—11,2	10,7—10,9	36—43	67—90	61	33	29	62	31	64	ca 38	23	81	35	46
Gobio ussuriensis	1	—	8,1	—	—	93	—	—	—[2]	67	12,4	47	60	69	76	56	51
Paraleucogobio soldatovi	1	—	8,57	—	24	129	70	36	—[2]	57	47	40	67	45	73	62	43
Ghilogobio soldatovi . .	2	—	7,4	—	30	134	—	—	—	57	38	—	—	—	76	55	48
Sarcochilichthys sinensis lacustris	1	—	12,6		31	142	64	36	68	52	30	47	60	69	76	56	51

Maxillare у Armatogobio, Restrogobio и Pseudogobio сильно утол-щена спереди; у остальных родов не утолщена или слегка утол-щена (рис. 7).

Urohyale у Armatogobio, Rostrogobio, Pseudogobio и Gobio наиболее широко в передний части и от некоторой наиболее высокой точки сужается назад; точно такую же особенность имеет горизонтальная лопасть кости, которая от наиболее широкого места в передней части кости сужается назад. Горизонтальная лопасть кости у этой группы родов хорошо развита, по ширине нередко превосходит вертикальную (рис. 6). У Gnathopogon ussuriensis urohyale длинная и тонкая, ее вертикальная лопасть постепенно расширяется кзади; горизонтальная лопасть очень узкая. Почти такое же строение uro-

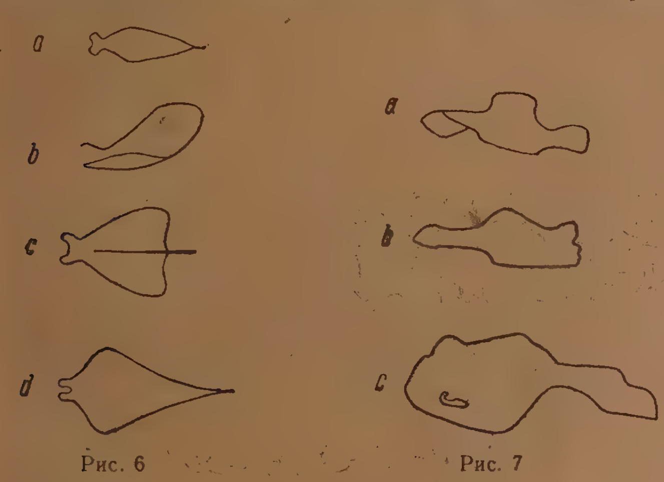


Рис. 6 Рис. 7

Рис. 6. Urohyale. *a*—Gobio gobio снизу; *b*—Sarcochilichtys sinensis lacustris сбоку; *c*—то же снизу; *d*—Armatogobio dabryi

Fig. 6. Urohyale. *a*—Gobio gobio ventrab; *b*—Sarcochilichtys sinensis lacustris lateral; *c*—ditto ventral; *d*—Armatogobio dabryi

Рис. 7. Maxillare. *a*—Sarcochilichtys sinensis lacustris; *b*—Gobio gobio; *c*—Armatogobio dabryi

hyale и у Paraleucogobio, за исключением того, что вертикальная лопасть несколько выше, а горизонтальная сзади образует два тонких направленных назад отростка. У Ladislavia urohyale почти такая же, как у Gnathopogon. У всех отмеченных родов горизонтальная лопасть и основание кости не изогнуты. У Sarcochilichthys вертикальная лопасть сильно расширяется по направлению назад; горизонтальная очень широкая и сильно изогнута.

Строение глоточных костей и зубов детально описано у Chu (7, стр. 138—146, рис. 175—198, а также частично 85—112 и 182—185). Число рядов зубов обычно не варирует у отдельных видов. Исключением является только Sarcochilichthys sinensis, у которого глоточные зубы могут быт однорядными и двурядными. Все остальные роды делятся на две группы: с двурядными глоточными зубами от Chilogobio до Gobio и с однорядными от подрода Pseudogobiops (к которому относится P. rivularis, Pseudogobio s. str. имеет двурядные глоточные зубы) к Armatogobio. Учитывая всех пескарей Амура и Китая, можно отметить, что роды, уклоняющиеся от Gnathopogon к Saurogobio, делятся на две большие группы: с однорядными глоточными зубами (Abbotina, Pseudogobio, Microphysogobio, Rostrogobio, Armatogobio, Saurogobio) и двурядными (Gobio,

Meggobio, Acanthogobio, Rhinogobio, Coreius). Это разделение, исключением из которого является лишь подрод Pseudogobio s. str., имеющий двурядные глоточные зубы, как будет видно из дальнейшего, отражает родственные отношения двух больших групп родов пескарей.

Тазовая кость у Armatogobio не имеет характерного для всех Cyprinidae направленного назад отростка. У Rostrogobio этот отросток невелик. У следующих родов размер его постепенно увеличивается и у родов от Gnathopogon до Sarcochilichthys составляет более 50% длины кости (рис. 5, 8).

Первый позвонок у всех родов сильно уменьшен и имеет направленные в стороны парапофизы. Второй нормального размера, боковые отростки его сильные, направлены в стороны. У всех родов никаких следов образования второго позвонка путем слияния из двух незаметно. Поэтому в дальнейшем везде этот позвонок условно для удобства считался за второй, а следующий за ним позвонок с видоизмененными боковыми отростками, внутренние отростки которых прикасаются к переднему отделу плавательного пузыря, считался третьим.

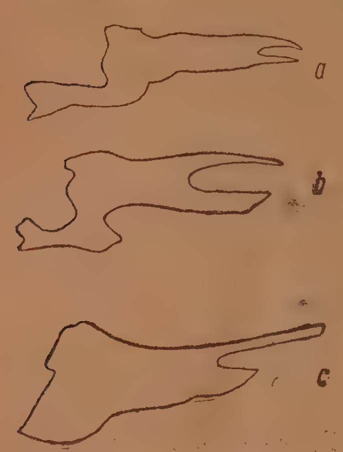


Рис. 8. Строение тазовой кости. *a*—Sarcochilichtys sinensis lacustris; *b*—Gobio gobio; *c*—Armatogobio dabryi

Fig. 8. Structure of pelvic bone. *a*—Sarcochilichtys sinensis lacustris; *b*—Gobio gobio; *c*—Armatogobio dabryi

У Armatogobio dabryi снизу к третьему позвонку прикреплена костная капсула, заключающая внутри передний отдел плавательного пузыря. К бокам капсулы приросли без образования шва сложные крыловидные придатки, образованные главным образом ребрами третьего позвонка и частично боковыми отростками второго. Боковые отверстия в капсуле малы и расположены внутри верхней части основания крыловидных отростков. Переднее отверстие невелико, расположено непосредственно под позвонком. Сверху капсулу ограничивают частично тело позвонка (в середине и сзади), частично костные элементы, по всем вероятиям, образованные внутренними отростками парапофизов третьего позвонка. Заднее отверстие, служащее для выхода заднего отдела пузыря, очень велико, много шире тела третьего позвонка и имеет почти треугольную форму; расположено непосредственно под телом позвонка. Через это отверстие одновременно с задним отделом плавательного пузыря выходят и сосуды.

Нами просмотрено большое количество крупных и мелких экземпляров A. dabryi длиной от 54 мм. Размер и форма заднего отверстия капсулы у всех почти одинаковы. Все элементы капсулы костные, даже у самого маленького экземпляра. Боковые крыловидные придатки увеличиваются с возрастом, но и у наименьшего экземпляра хорошо развиты. Боковое отверстие introitus с возрастом уменьшается.

Капсула Rostrogobio amurensis мягкая, перепончатая. Парапофизы третьего позвонка несколько утолщены, но не образуют крыловидных придатков. Боковые отверстия introitus находятся впереди боковых отростков. Как уже отмечалось, у Armatogobio заднее отверстие в капсуле большое и служит одновременно для выхода заднего отдела плавательного пузыря и сосудов. У Rostrogobio в отличие от этого для выхода заднего отдела пузыря служит специальное

аленькое отверстие в задней стенке капсулы. Кроме того, в отли-
ие от Armatogobio у Rostrogobio между парапофизами третьего
озвонка и капсулой имеются просветы (у Armatogobio крыловидно
азросшиеся парапофизы
лотно, без шва, срос-
ись с боками капсулы).

Н. С. Хранилов (23)
писал капсулу неизвест-
ого пескаря, которого
н называет Saurogobio
abryi. Отличия описания
ранилова от наших ма-
ериалов настолько ве-
ики, что нет никаких

a V K C

b V C K

Рис. 9

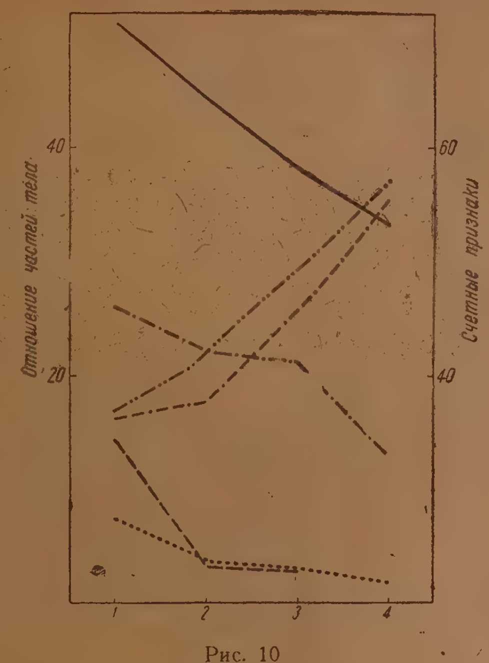


Рис. 10

ис. 9. Капсула, заключающая передний отдел плавательного пузыря, вид сзади —Saurogobio dumerili; *b*—Armatogobio dabryi; *V*—тело позвонка; *k*—крыловидные придатки; *С*—капсула

g. 9. Capsule encasing anterior section of air bladder, posterier view. *a*—Saurogobio umerili; *b*—Armatogobio dabryi; *V*—body of vertebra; *K*—wing-like processes; *C*—capsule

ис. 10. Изменение некоторых соотношений частей тела и меристических признаков от Pseudogobio к Saurogobio

ig. 10. Variation of certain ratio of body parts and meristic features from Pseudogobio to Saurogobio

Длина заднего отдела пузыря в процентах длины без С.
Антедорсальное расстояние в процентах длины без С.
Distance from tip of snout to D in % of length without C.
Length of posterior part of bladder in % of length without C.
Длина головы в процентах без С.
Length of head in % of length without C.
Число пор в боковой линии.
Number of pores in lateral line.
Число позвонков.
Number of vertebrae.

—Pseudogobio rivularis; *2*—Rostrogobio amurensis; *3*—Armatogobio dabryi; *4*—Saurogobio dumerili.

омнений в том, что им описан не A. dabryi, а какой-то другой вид, тносящийся к другому роду. С другой стороны, строение капсулы Rostrogobio amurensis ничем существенным не отличается от весьма одробного и обстоятельного описания Хранилова. Таким образом, очень вероятно, что Хранилов описал R. amurensis. К его описанию ы можем лишь добавить, что капсула с передним отделом плавательного пузыря у этого вида прикрыты со стороны полости тела eritoneum.

Все остальные роды пескарей бассейна Амура не имеют капсулы, но в строении элементов позвонков и плавательного пузыря у них наблюдаются заслуживающие внимания изменения. У Pseudogobio элементы капсулы отсутствуют; парапофизы третьего позвонка несколько утолщены и при основании каждое из них несет короткий направленный назад отросток и слабые ossa suspensoria; плавательный пузырь нормально развит. У Gobio парапофизы третьего позвонка несколько утолщены на концах; внутренний отросток каждого парапофиза простой, направлен от основания ребра внутрь и вниз. У Gnathopogon, Paraleucogobio, Chilogobio, Sarcochilichthys парапофизы третьего позвонка на вершинах обычно не утолщены и имеют внутренние отростки, состоящие каждый из двух колен: горизонтального, направленного внутрь, и вертикального, направленного вниз. Внутренние края правого и левого вертикального колена могут соприкасаться. Сзади внутренние отростки третьей пары парапофизов прикасаются к переднему отделу плавательного пузыря. Таким образом, у последних родов строение парапофизов третьего позвонка вполне сходно с таковым других карповых.

Исчезновение направленной назад лопасти фарингеального отростка у Armatogobio и редукция ее у Rostrogobio и Pseudogobio стоит в связи с уменьшением плавательного пузыря и образованием капсулы.

Размеры плавательного пузыря у различных Gobiini представлены в табл. 2. Таблица наглядно иллюстрирует увели-

Таблица 2. Измерение плавательного пузыря и кишечника

Число исследованных экз. Number of specimens exam.	Длина тела без C в мм (l). Length without C in mm. (l)	Длина передней части плавательного пузыря Length of anterior part of air bladder	Ширина передней части плавательного пузыря Width of anterior part of air bladder	Длина задней части плавательного пузыря Length of posterior part of air bladder	Расстояние от горла до конца вытянутого кишечника Distance from throat to end of stretched intestine
Armatogobio dabryi 13	57—171	2,7—4,0[1]	3,2—5,5[1]	2,9—3,3	72—93
Rostrogobio amurensis 12	48—66	1,3—3,9	5,0—5,6(7,1)	3,2—8,9	(136)163—183
Pseudogobio rivularis 3	65—84	6,5—8,4	6,5—10,2	13,7—14,7	166[2]
Gobio sp. 3	62—124	8—9—11,2	7,2—7,4	16,2—17,7	98—121
Gobio ussuriensis 4	61—76	9,8—11,5	6,2[3]	17,9—18,6	98—113
Paraleucogobio soldatovi 2	72—87	13,8[4]	8,6[4]	21[4]	94—96
Chilogobio soldatovi 2	72—76	9,4—12,8	—	18,5—20,0	89—107
Sarcochilichthys sinensis lacustris 2	81—97	12,0—	6,5—8,0	19,8—20,2	96—109

чение размеров плавательного пузыря и в особенности его заднего отдела, от Saurogobio к Gnathopogon — Sarcochilichthys на-

[1] У Armatogobio dabryi измерялись соответствующие размеры капсулы.
[2] Измерен один экземпляр длиной 84 мм.
[3] По одному экземпляру.
[4] По одному экземпляру длиной без C 87 мм.

блюдается также изменение формы переднего отдела плавательного пузыря (у Armatogobio, Rostrogobio и Pseudogobio ширина больше длины, у остальных родов — наоборот).

Длина кишечника сравнительно мало варьирует у большинства родов; у Rostrogobio и Pseudogobio кишечник значительно более длинный, чем у остальных родов.

Анальное отверстие у Armatogobio, Rostrogobio и Pseudogobio значительно ближе к началу основания V, чем к A; у Gobio sp. (tenuicorpus?) немного ближе к началу V; у Gobio gobio приблизительно посредине между указанными точками; у Gobio soldatovi ближе к основанию A; у Gnathopogon, Paraleucogobio, Chilogobio и Sarcochilichthys анальное отверстие значительно приближено к A.

Не лишено интереса, что в группе родственных родов Pseudogobio, Rostrogobio, Armatogobio и китайского Saurogobio параллельно с уменьшением плавательного пузыря, образованием и развитием капсулы происходит удлинение тела за счет увеличения хвостовой половины тела и увеличение числа сегментов тела, тоже главным образом за счет хвостовой части тела. Это иллюстрирует табл. 3 и рис. 10. Сходное явление наблюдается с удлинением тела й в роде G. soldatovi — G. gobio — G. sp. (tenuicorpus?).

При этом интересно отметить, что европейские и амурские пескари рода Gobio параллельно образуют три типа форм:

1. Короткотелые с малым числом позвонков и чешуй, с анальным отверстием, значительно приближенным к анальному плавнику. G. soldatovi в Амуре и G. gobio lepidolaemus в Туркестане и Закавказье.

2. С умеренно удлиненным телом, умеренным числом позвонков и чешуй в боковой линии, анальным отверстием, расположенным приблизительно посредине между началом основания V и A. Gobio gobio и его некоторые подвиды в Европе, Сибири и Амуре.

3. С значительно удлиненным телом за счет главным образом увеличения постдорзального расстояния, увеличенным числом позвонков, анальным отверстием, более приближенным к началу основания брюшного плавника. Gobio sp. в Амуре; Gobio uranoscopus и некоторые другие в Европе.

Подобную же серию форм образуют пескари рода Gobio и в Северном Китае.

Отмеченные только что выше взаимоотношения иллюстрирует табл. 4[1].

III. ИССЛЕДОВАНИЕ КИТАЙСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА GOBIINI

Из китайских пескарей, не встречающихся в бассейне Амура, изучены Rhinogobio sp., Saurogobio dumerili, Gnathopogon tsinanensis, Chilogobio nigripinnis. Перейдем к описанию этих видов.

Обследованный экземпляр Saurogobio dumerili[2] в отношении стро-

---

[1] Таблица составлена по данным Берга (3). Лукаша (14) и нашим измерениям.

[2] У этого экземпляра в миллиметрах: вся длина 244; длина без C 216; длина головы 2?; диаметр глаза 7,0; межглазничное пространство 10,2; длина усика 5,6; расстояние анус-начала V 17,2; анус — A 59; антедорзальное расстояние 73; постдорзальное расстояние 118; длина хвостового стебля 39,9; наименьшая высота тела 11,2; расстояние от начала V до A 77; длина распрямленного кишечника 202; длина предглазничной 8,8; ширина ее 3,1 (?); длина первой подглазничной 5,4; ширина ее 3,1; тазовая кость без заднего отростка, ее длина 14,7; ее наибольшая ширина 8,8. l. l. 60 $^{7}/_{2}$. Позвонков всего 53, впереди Д12, впереди ануса 20. Верхняя лопасть C, как и у A. dabryi, больше нижней Горло покрыто чешуей. Усик приблизительно равен диаметру глаза. Брюшной плавник начинается приблизительно под серединой спинного. Анальный плавник много ближе к основанию C, чем к основанию V.

ения глоточных зубов maxillare, отверстий в костной крыше черепа вполне сходен с Armatogobio dabryi, но в отношении строения капсулы плавательного пузыря сильно отличается, что и послужило главным образом автору основанием для выделения S. dabryi в особый род Armatogobio.

Размеры капсулы значительно меньше, ее ширина у рассматриваемого экземпляра длиной 244 мм равна 5,1 и длина 4 мм. Крыловидные лопасти по бокам капсулы значительно сильнее и отверстия внутри их оснований более редуцированы. Но главное отличие заключается в том, что вышеупомянутое большое отверстие в капсуле Armatogobio dabryi, служащее одновременно для выхода плавательного пузыря и сосудов, у Saurogobio dumerili сильно редуцировано и служит только для выхода сосудов; для выхода же заднего отдела плавательного пузыря у S. dumerili имеется специальное маленькое круглое отверстие в задней стенке капсулы (рис. 9а). Таким образом, по способу выхода заднего отдела плавательного пузыря Saurogobio более напоминает Rostrogobio, чем Armatogobio. Ethmoidale medium более широкая, чем у Armatogobio, передняя суженная часть его еще более глубоко желобовидно вдавлена, но не несет по бокам отверстий, столь характерных для Armatogobio. Длина e. medium 9,1 мм, ширина 5,1 мм.

Saurogobio по сравнению с Rostrogobio и Armatogobio представляет дальнейшую ступень эволюции по линии уменьшения капсулы, лучшего развития боковых крыловидных придатков ее, удлинения тела и увеличения числа позвонков и чешуй.

Имеющийся в нашем распоряжении экземпляр Rhinogobio sp. (typus?) показывает, что род хотя и является уклоняющимся в сторону образования капсулы, но резко отличается рядом особенностей от Saurogobio, Armatogobio и Rostrogobio, что ставит его совершенно особняком по отношению к указанным родам. Поэтому мы считаем не лишним дать подробное описание нашего экземпляра.

Ethmoidale medium не вдавлено посредине, оканчивается спереди узким отростком; ширина этой кости 4,8 мм, длина 6,3 мм. Продольного отверстия в затылочной области костной крыши черепа нет. Рыло сильно выступает вперед рта. Подглазничная длинная, узкая, доходит до орбиты; длина ее 12,1 мм, ширина около 2,5 мм. Подглазничные узкие. Maxillare сильно утолщена спереди. Рот нижний, типа Saurogobio — Rostrogobio. Глоточные зубы двурядные. Глоточный отросток basioccipitale обломан; поэтому детально изучить его строения не удалось; продольный канал внутри отростка имеется. Позвонков 45, из них 24 хвостовых. Первый позвонок мал, боковые отростки его направлены в стороны, невелики. Второй позвонок большой, имеет увеличенные широкие боковые отростки. Капсула плавательного пузыря прикреплена к двум отросткам (видоизмененные ребра), отходящим от третьего позвонка, направленным назад. Благодаря этому значительная часть капсулы находится под четвертым позвонком. Строение капсулы резко отличается от такового Saurogobio (рис. 11). Капсула имеет несколько уплощенную форму, сзади и сверху открывается широким отверстием. По бокам капсулы по горизонтальному плоскому гребню, наиболее широкому и заостренному в передней части. Характерные для Saurogobio боковые крыловидные придатки отсутствуют. В передней части капсулы два отверстия, в которые входят концы tripus. Длина капсулы 4,7 мм; ширина без боковых горизонтальных гребней 5,3 мм, с гребнями 8,1 мм; высота 3,7 мм. В месте соединения видоизмененных ребер с телом третьего позвонка ясно заметный шов. На капсуле имеется хорошо различимый продольный шов, делящий ее на две равные части. Плавательный пузырь мал, его передний отдел находится в

капсуле; прикреплен к капсуле лишь спереди. Передний отдел состоит из двух хорошо различимых частей: передней, почти шаровидной, и задней, более узкой, цилиндрической, слегка выступающей сзади из капсулы. Задний отдел имеет вид небольшого тонкого отростка. Длина переднего отдела 5 мм; наибольшая ширина 3,8 мм; длина суженной части около 2 мм; длина заднего 2 мм. D III 7, начинается впереди начала основания V, A III 6. V. 17 Pl 14. P немного не доходит до V, а последний значительно не доходит до A. Основание A немного ближе к основанию V, чем к C. Измерения в миллиметрах — длина без C 153; длина головы 32,3; диаметр глаза около 6,6; ширина межглазничного пространства 8,1; расстояние анус—начало основания V 21,2; расстояние анус—A 13,8; постдорсальное расстояние около 77; антедорсальное 61,5; расстояние начало V A 36,1; длина хвостового стебля около 37; наименьшая высота тела 12,8; длина P 30,2; длина V 26,9; начало основания P 35,5; длина вытянутого кишечника 136. L. l. ca 47 $\frac{4}{3}$. Глоточные зубы двурядные, крючковидные 2,5.

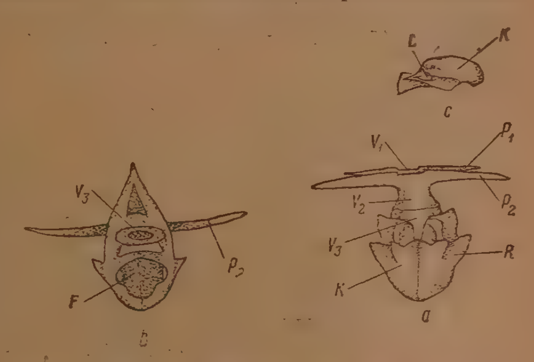


Рис. 11. Капсула плавательного пузыря Rhinogobio sp. (typus). *a*—снизу; *b*—сзади; *c*—сбоку, отделенная от позвонка; *F*—заднее отверстие в капсуле; *K*—капсула; *L*—боковое отверстие в капсуле; P_1, P_2—боковые отростки первого и второго позвонка; *R*—боковой горизонтальный гребень; V_1, V_2, V_3—тело первого, второго и третьего позвонков

Fig. 11. Capsule of air bladder of Rhinogobio sp. (typus). *a*—ventral view; *b*—posterior, *c*—lateral, separate from vertebra, *F*—posterior opening of capsule: *K*—capsule; *L*—lateral opening of capsule; P_1, P_2—lateral processes of 1st and 2nd vertebrae; *R*—lateral horizontal crest; V_1, V_2, V_3—body of 1st, 2nd and 3rd vertebrae

Как видно из приведенного выше описания, Rhinogobio в ряде существенных признаков уклоняется от Saurogobio, Armatogobio и Rostrogobio в сторону Gobio. Особенно характерны строение ethmoidale medium, двурядные глоточные зубы, отсутствие продольного отверстия в костной крыше черепа, положение анального отверстия. Любопытно также строение капсулы, столь резко отличное от такового Saurogobio и близких родов. Таким образом, следует предположить, что Rhinogobio произошел от пескарей типа Gobio и эволюция пескарей по линии уменьшения плавательного пузыря и образования капсулы шла различными путями, параллельно у родов с однорядными глоточными зубами и отверстием в костной крыше черепа и родов с двурядными зубами, но без отверстия. К последним, помимо Gobio и Rhinogobio, следует, повидимому, причислить Megagobio и Acanthogobio, представителей которых, к сожалению, автор не имел в руках.

У экземпляра Gnathopogon tsinanensis рот почти конечный, в углах его по очень маленькому усику. Горло голое лишь в самой передней части. Спинной плавник расположен над основанием брюшных. P и V короткие, V не доходит до ануса, который очень близок к основанию A. Предглазничная кость касается орбиты, ее длина 4,8 мм, ширина 3,2 мм. Подглазничная значительно ўже. Отверстий в костной крыше черепа нет. Ethmoidale medium широкая, ее ширина 4,1 мм, длина 2,8 мм. Череп очень широкий. Urohyale расширяется назад, примерно вдвое выше, чем у Paraleucogobio; его основание

очень узкое, прямое. Высота urchyale 3,2 мм, ширина основания ca 2,2 мм, длина 5,8 мм. Направленная назад лопасть фарингеального отростка большая, касается хорошо развитых внутренних отростков ребер третьего позвонка. Глоточные зубы крючковидные, двурядные. Длина кишечника 106 мм. Плавательный пузырь большой. L. l. 37 $\frac{4}{\text{ca } 3-\text{v.}}$ D III 6. Измерения в миллиметрах: вся длина 124; длина без C 109; длина головы 28,3; наибольшая высота тела 25,8; наименьшая 12,4; длина хвостового стебля 25,2; диаметр глаза 5,8; ширина межглазничного пространства 7,5; длина рыла 9,6; антедорсальное расстояние 52,5; длина P 18,1; расстояние начало основания P –V 28,2, длина V 16,7; расстояние начало основания V – A 21,1; расстояние от ануса до основания A 1,5; постдорсальное расстояние 45,3.

Исследованный экземпляр Chilogobio nigripinnis в родовом отношении не отличается от C. soldatovi. Края ethmoidale medium у этого экземпляра несколько более приподняты по сравнению с нашими экземплярами C. soldatovi. Измерения данного экземпляра в миллиметрах: длина без C 84,3; длина головы 17,4; диаметр глаза 4,6; межглазничное пространство 6,0; наибольшая высота тела 22,3; наименьшая 10,7; длина хвостового стебля 19,0; длина P 17,0; расстояние начало PV 21,5; длина V 15,1; расстояние начало VA 17,2; расстояние начало V — анус ca 11; расстояние A — анус ca 6 L. l. 39. D III 7. A III 6.

IV. СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Прежде чем перейти к дальнейшим рассуждениям о родственных отношениях пескарей, необходимо сделать ряд систематических замечаний.

Многочисленные виды, родственные Gobio с конечным или полунижним ртом, неоднократно выделялись в различные роды — Gnathopogon, Leucogobio, Squalidus, Otakia, и различными исследователями переносились из рода в род. Необходимо отметить, что какие-либо существенные различия между этими «родами» на основании принятых чисто внешних различий найти весьма трудно. Однако наше исследование G. ussuriensis и G. tsinanensis[1] показывает, что виды подобного типа не следует включать в род Gobio, так как они имеют ряд существенных отличий от Gobio: широкий череп с широким межглазничным отверстием в хрящевой части крыши черепа; широкая ethmoidale medium, не оканчивающаяся спереди суженным отростком; иного типа urchyale, расширяющееся по направлению назад и имеющее очень узкую горизонтальную лопасть, также расширяющуюся назад; иной тип положения рта. В этих отношениях G. tsinanensis и G. ussuriensis почти полностью сходны, если не считать значительно более высокого urchyale у последнего. Однако придавать значение этому различию, пока не исследована целая серия видов подобного типа, не следует. Мы считаем наиболее целесообразным все подобные виды объединить в один род Gnatopogon Bleeker (6). Весьма близок к этому роду Paraleucogobio Berg (1), который отличается только тем, что последний неветвистый луч спинного утолщен и превращен в колючку, наверху гибкую.

Следует заметить, что все описанные виды рода Chilogobio очень близки друг другу и, повидимому, большинство из них синонимы. В таблице для различения видов этого рода в работе Николс и Поуп

[1] В точности определения этого вида мы несколько сомневаемся.

(Nichols and Pope, 15) нельзя усмотреть признаков, по которым можно достаточно надежно отличить большинство видов. С другой стороны, род Chilogobio нельзя соединять с Sarcochilichthys, как это делает Мори, Николс и Поуп (15) и другие авторы. Наличие у Sarcochilichthys роговой обкладки с приостренным краем на вершине нижней челюсти не позволяет соединять эти два рода.

Род Pseudorasbora резко отличается от других известных представителей подсемейства Gobiini верхним ртом. Направленная назад лопасть глоточного отростка basioccipitale сжата сверху вниз и имеет снизу невысокий продольный гребень. Общая форма черепа, отверстий в хрящевом черепе, строение ethmoidale medium, urchyale и трех первых позвонков вполне сходны с таковыми Sarcochilichthys и Chilogobio. Эти данные заставляют признать, что Pseudorasbora наиболее близок к этим последним.

Gobiobotia стоит в стороне от всех других Gobiini благодаря наличию четырех пар усиков и особо специфичному строению капсулы плавательного пузыря, которое не встречается среди других представителей этого подсемейства, но наблюдается у некоторых Gobitidae (см. Хранилов, 23).

Нами исследованы представители всех родов Gobiini бассейна Амура. Из китайских родов, не встречающихся в бассейне Амура, не обследовано шесть: Megagobio Kessler, Acanthogobio Herzenstein, Agenigobio Sauvage[1] Coreius Jordan et Starks, Microphysogobio Mori и Sinigobio Chu.

Автор не имел также в своих руках представителей японского рода Abbottina Jordan and Fowler.

Роды Megagobio и Acanthogobio довольно близки к Rhinogobio и сходятся по ряду характерных признаков, отличающих последний от родов группы Saurogobio,—сильно выступающему рылу, более заднему положению ануса, двурядным глоточным зубам. Может быть, к этой же группе относится и Agenigobio Sauvage, но Чу (V. T. Chu, 7), исследовавший тип этого рода A. halsoueti, утверждает, что Agenigobio следует включить в синонимию рода Ochetobius, относимого к подсемейству Leuciscinae. Мало понятно систематическое положение рода Coreius. Тип рода Coreius cetopsis (Kner, 12) имеет свободный плавательный пузырь, специфичное строение рта, очень длинный усик (по рисунку равный половине длины головы), 55 чешуй в боковой линии, удлиненную хвостовую часть тела. Глоточные зубы у этого вида Кнером не описаны. К роду Coreius, установленному Джордэном и Старксом (Jordan и Starks, 11), впоследствии был отнесен ряд видов, систематическое положение которых, как и типичного вида, можно установить лишь на основании изучения остеологического материала.

Роды Microphysogobio и Abbottina во всем напоминают Pseudogobio, но первый отличается наличием капсулы, второй же гладкими губами. Abbottina является уклонением от Pseudogobio в сторону более примитивных родов. Microphysogobio является по сравнению с Pseudogobio более специализированным. Не лишено интереса отметить, что образование капсулы у Microphysogobio не стоит в связи с удлинением тела и увеличением числа сегментов. Таким образом, следует полагать, что роды типа Pseudogobio являются самостоятельной ветвью, эволюция которой шла несколько отлично от родов типа Saurogobio. Sinigobio близок Gobio и Gnathopogon, отличается главным образом иным расположением органов боковой линии на голове.

[1] Чу отмечает, что им обследованы типы Agenigobio halsoueti, которые, по его мнению, не относятся к подсемейству Gobiini.

V. ВЫВОДЫ

Подводя итог приведенным выше материалам, необходимо прежде всего отметить вполне закономерное изменение серии признаков от Saurogobio к Sarcochilichthys, которое свидетельствует о том, что амурские пескари были нами расположены в порядке их естественного родства.

Данные, которые удалось получить о пескарях, не обитающих в бассейне Амура, только подтверждают и дополняют указанную закономерность.

Наименее специализированными среди пескарей являются роды Gnathopogon и Paraleucogobio, имеющие конечный или полунижний рот, нормально развитый плавательный пузырь, анальное отверстие, приближенное к анальному плавнику, и т. п. Предки современных пескарей, нужно думать, были наиболее близки к подобным формам.

По мере удаления отдельных родов от этих наиболее просто устроенных форм замечается все бо̀льшая и бо̀льшая специализация, идущая по двум направлениям:

AF. В сторону образования нижнего рта второго типа (о типах рта см. выше), заострения нижней челюсти, образования яйцеклада и редукции усиков.

BF. В сторону образования нижнего рта первого типа, уменьшения плавательного пузыря, появления капсулы, чувствительных бахромчатых губ и др.

В первом направлении изменились только три известных рода — Chilogobio, Ladislavia и Sarcochilichthys.

Во втором направлении изменились многочисленные роды, которые можно разбить на три группы.

А. Роды с однорядными глоточными зубами (исключение представляет только род Pseudogobio, имеющий вид с однорядными и двурядными зубами) и отверстием в затылочной области костной крыши черепа. Анальное отверстие значительно приближено к V.

Приспособление к данному образу жизни шло с удлинением тела и увеличением числа сегментов.

Группа I. Rostrogobio, Armatogobio, Saurogobio.

Группа II. Abbottina, Pseudogobio, Microphysogobio.

Б. Роды с двурядными глоточными зубами и без отверстия в затылочной области черепа. Анальное отверстие обычно не приближено к V.

Группа III. Gobio, Rhinogobio, а также, повидимому, Megagobio и Acanthogobio.

На основании имеющихся литературных данных (см. список литературы 3, 4, 13, 16, 19, 20) и изложенного выше в Амуре можно различить следующие одиннадцать родов пескарей, содержащих следующие виды:

Род I. Pseudorasbora Bleeker (5) (тип Leuciscus parvus Schlegel).

1F. Pseudorasbora parva (Schlegel).
Широко распространена в Китае, Корее, Японии; весь бассейн Амура, Сейфун, Тумень-ула.

Род II. Sarcochilichthys Bleeker (5) (тип Leuciscus variegatus Schlegel).

2F. Sarcochilichthys sinensis lacustris (Dybowski).
Бассейн Сунгари, Уссури, озеро Ханка, Нижний Амур, Средний Амур, 885 км выше Хабаровска.

Род III. Ghilogobio Berg (3) (тип C. soldatovi Berg).

3F. Chilogobio soldatovi Berg.

Бассейн Нижнего и Среднего Амура кверху до Благовещенска и Селемджи, река Ялу, юго-западная Корея.

Род IV. Ladislavia Dybowski (9) (тип L. taczanowskii Dybowski).

4F. Ladislavia taczanowskii Dybowski.

Бассейн Шилки, Селемджи, река Ялу, западная Корея.

Род V. Paraleucogobio Berg (1) (тип P. notacanthus Berg).

5F. Paraleucogobio soldatovi Berg.

Бассейн Среднего и Нижнего Амура, включая Сунгари, Уссури и озеро Ханка, бассейн Ингоды. Селемджа.

Род VI. Gnathopogon Bleeker (5) (тип Capoeta elongata Schlegel).

6F. Gnathopogon strigatus (Regan).

Сунгари, Уссури, озеро Ханка, река Ялу, западная Корея.

7. Gnathopogon ussuriensis (Berg).

Нижний Амур, Уссури, озеро Ханка, Сунгари, в Среднем Амуре известен кверху почти до Благовещенска.

8F. Gnathopogon chankaensis (Dybowski).

Озеро Ханка, не обнаружен современными исследователями.

Род VII. Gobio Cuvier (8) (тип Cyprinus gobio Linne).

9. Gobio gobio Linne.

Весь бассейн Амура, некоторые реки залива Петра Великого, Тумень-ула, река Ялу, Ляо-хэ, Сибирь, Европа (см. Таранец, 21).

10F. Gobio sp. (tenui corpus?)

Бассейн Среднего и Нижнего Амура.

11F. Gobio soldatovi Berg.

Нижнее течение Амура, Уссури.

Род VIII. Pseudogobio Bleeker (5) (тип Gobio esocinus Schlegel).

Подрод Pseudogobiops Berg (3) (тип Gobio rivularis Basilewsky).

12F. Pseudogobio rivularis (Basilewsky).

Китай, река Ялу, западная Корея, бассейн Нижнего и Среднего Амура, включая Сунгари, Уссури, кверху до Благовещенска.

Род IX. Rostrogobio Taranetz (19) (тип R. amurensis Taranetz).

13F. Rostrogobio amurensis Taranetz.

Средний Амур кверху почти до Благовещенска, Нижний Амур, озеро Ханка.

Род X. Armatogobio Taranetz (20) (тип Saurogobio dabryi Bleeker). 14F. Armatogobio dabryi (Bleeker).

Китай, река Ялу, Ляо-хэ, Корея, Нижний Амур, Сунгари, Уссури, озеро Ханка, Средний Амур кверху почти до Благовещенска.

Род XI. Gobiobotia Kreyenberg (13) (тип G. Pappenheimi Kreyenberg).

15F. Gobiobotia Pappenheimi Kreyenberg.

Китай, Нижний Амур, Средний Амур до 911 км выше Хабаровска.

ЛИТЕРАТУРА

1. Berg L. S., Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 7, XIX, 1907, p. 163.—2. Берг Л. С., Фауна России. Рыбы, III, 1, 1912.—3. Берг Л. С., то же, т. III, 2, 1914, стр. 419—520 рис. 52—89.—4. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР, ч. 1, 1932, стр. 402—427, рис. 314—349; ч. II, 1933, стр. 852—854.—5. Bleeker P., Ichthyologiae Archipel.-Indici Prodromus, vol. II, Cyprini. Act. Soc. Sci. Indo-Neerl., v. VII (N. S. II), 1860.—6. Boulenger G. A., Fishes, Cambridge Nat. Hist., v. VII, 3rd ed. 1922—7. Chu Y. T., Comparative studies on the Scales and Pharyngeals and their teeth in Chinese Cyprinids, Biol. Bull. St. John's Univ., Shanghai, No. 2, 1935.—8. Cuvier, Regne animal, éd. 1, 11, p. 193, 1817.—9. Dybowski B., Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, XIX, p. 954, 1889.—10. Goodrich E. S., A Treatise on Zoology, pt. IX; fasc. I, Cyclostomes and Fishes, p. 371—377, 1909.—11. Jordan D. S. и Starks E. C., Proc. U. S. Nat. Mus., XXVIII, 1905.—12. Kner R., Fische in Reise der österr. Freg. Novara. Zool. Teil, Bd. 1, p. 351, Taf. XV, fig. 2.—13. Kreyenberg, Zool. Anzeiger, XXXVIII, p. 417. 1911,—14. Лукаш Б. С., Рыбы нижнего течения р. Вятки, Тр. Вят. научно.-иссл. ин-та краев., т. VI, стр. 57—62, рис. 12, табл. измер. 33—38, 1933.—15. Nichols и Pope, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., LIV, 1927.—16. Rendahl H., Arckiv f. Zool. Bd. 20 A, Heft I, No. I, p. 73—107, 1928.—17. Rendahl H., Arkiv f. Zool., Bd. 24 A, Heft 4, No. 16, p. 17—60, 1932.—18. Sagemehl M., Das Granium der Cypriniiden Morphol. Jahrbüch., Bd. 17, pp. 489—595, t. XXVIII—XXIX, 1891.—19. Таранец А. Я., Описание нового рода и вида пескаря из бассейна р. Амура. ДАН. — 20. Таранец А. Я., Заметка о новом роде пескаря из Амура и Китая, Вестник ДВФАН, № 23, 1937,—21. Таранец А. Я., Краткий очерк ихтиофауны Среднего Амура. Известия ТИНРО.,—22. Вавилов Н. И., Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, Сельхозгиз, 1935.—23. Хранилов Н. С., Аппарат плавательного пузыря у Saurogobio и Gobiobotia, Тр. Ленингр. общ. ест., т. LV, в. 1, стр. 29—46, таблица, 1925.

ON THE RELATIONSHIP AND ORIGIN OF GUDGEONS OF THE BASIN OF THE AMUR RIVER

by A. Taranetz

The author examined the skeleton, the structure of the air bladder and intestines, as well as the external morphology of 20 different forms of the subfamily Gobiini, including 12 genera. The investigation included representatives of all genera inhabiting the basin of the Amur River, and several species found in China, Europe and Siberia. The material from China was sent to me by Dr. Tchung Lin Tchang, while that from the European part of the Union and Siberia was received from Dr. G. W. Nikolsky and Dr. B. S. Lookash. I take the opportunity to express my sincerest gratitude to the persons mentioned.

If the gudgeons of the Amur are placed in a certain row, a rather regular change of taxonomic characters will be observed from Armatogobio to Sarcochilichthys. This row is as follows: Armatogobio, Rostrogobio, Pseudogobio, Gobio, Gnathopogon, Paraleucogobio, Chilogobio, Ladislavia, Sarcochilichthys. Gobiobotia and Pseudorasbora stand beyond this row as in some features they sharply differ from the other genera.

Armatogobio, Rostrogobio and Pseudogobio have an elongated hole in the vicinity of the parietalia and posterior parts of the frontalia, whereas such a hole is absent in other genera.

The ethmoidale medium of Armatogobio is narrow with a groove-like concavity almost along the entire length. This bone in the Pseudogobio is groove-like only in the anterior narrowed half. The genera following in order have a flat or slightly concave ethmoidale medium, the anterior narrow portion being gradually reduced while the posterior broad part increases in size. Hence the ethmoidale medium becomes shorter and broader, and in the genera Chilogobio, Ladislavia and Sarcochilichthys the bone is more wide than long (see figs. 4 and 5).

The pharyngeal process of the basioccipital of Armatogobio does not carry a lobe directed backward and compressed on sides, in Rostrogobio and Pseudogobio this lobe is of a rudimentary form. All other genera have a well developed lobe.

Saurogobio, Rostrogobio and Pseudogobio have a small inferior mouth and fringed lips. Gobio have a much larger inferior mouth, the lips carry no fringe. Gnathopogon and Paraleucogobio have a subinferior or terminal mouth. The three remaining genera have an inferior or subinferior mouth of a type differing from the preceeding genera. Obviously the formation of the inferior mouth of the gudgeons from the originally terminal type proceeded in two directions:

(1) Shifting of the mouth to a lower position and straightening out of the lower profile of the body. Such a mouth is found in Armatogobio, Rostrogobio and Gobio (inferior mouth of the first type).

(2) Shortening of the lower jaw without any marked displacement of the mouth, and without straightening out of the lower profile of the body. Genera Chilogobio, Sarcochilichthys and Ladislavia (inferior mouth of the second type).

The maxillary of the first three genera is much thicker anteriorly while in other genera is not thicker or only slightly so (fig. 7).

The urohyale of Armatogobio, Rostrogobio and Gobio is higher anteriorly and gradually narrows backward, a similar structure is observed in the horizontal lobes of that bone. In other genera the urohyale widens posteriorly, in Gnathopogon, Paraleucogobio and Ladislavia it is only slightly wider, and extremely so in Chilogobio and Sarcochilichthys (see fig. 6).

The pelvic bone of Armatogobio has no process pointed backward typical for all Cyprinidae. This process in Rostrogobio is small, in the following genera it increases gradually so that in the last five genera it comprises more than 50% of the length of the bone itself (see figs. 5 and 8).

In all Gobiini there are no signs evident of the second vertebra being a fusion of two vertebrae. This vertebra, therefore (for sake of convenience), is considered as one, the vertebra next in order, with a modified parapophyses, will be considered third and not fourth, as is usually accepted for other Cyprinidae.

Attached from below to the third vertebra of Armatogobio there is a bony capsule, encasing the anterior section of the air bladder (see fig. 9*b*), with intricate wing-like processes developed on the sides[1]. This capsule in Rostrogobio is membraneous, the parapophyses of the 3rd vertebra are thicker than those of other genera, though they do not change to wing-like processes. All remaining have no capsule, their air bladder being free.

From Saurogobio to genera of Gnathopogon — Sarcochilichthys a gradual increase in size of the air bladder may be observed (see Table 2 and fig. 5) together with an alteration in the form of the anterior section of the bladder.

The anus of the first three genera is considerably closer to the beginning of the base of V than to that of A, in Gobio sp. it is somewhat closer to beginning of V, in Gobio gobio it is about midway, in G. soldatovi it is closer to the base of A, in the remaining genera the anus is closer to the base of A than in G. soldatovi.

The reduction of the air bladder and the formation of the capsule in Pseudogobio, Rostrogobio, Armatogobio and Chinese genus Saurogobio are accompanied by a parallel process—an elongation of the body and an increase in the number of segments, chiefly at the expense of the caudal portion of the body (see Table 4 and fig. 10). These phenomena are connected with the above mentioned change of position of the anus.

---

[1] N. S. Khranilov (23) describes another capsule structure for Armatogobio dabryi. It seems, however, that Khranilov's description belongs to the capsule of another species (evidently Rostrogobio amurensis) and A. dabryi.

Similar phenomena, connected with the elongation of the body, are observed in the species of the genus Gobio: the number of vertebrae and scales increases, the anus approaches the base of V (see Table 4). Three series of forms are originating parallelly in Europe, Amur River and North China: short-bodied, medium-elongated and long-bodied.

Of the Chinese gudgeons absent in the basin of the Amur, the author examined specimens of Rhinogobio sp., Saurogobio dumerili, Gnathopogon tsinanensis and Chilogobio nigripinnis, Saurogobio dumerili has a capsule (see fig. 9*a*) differing in structure from that of S. dabryi. This fact has served the author as a foundation in distinguishing the latter as a seperate genus — Armatogobio. Saurogobio, as compared with Rostrogobio and Armatogobio, represents a further step of evolution in a reduced capsule, better development of its wing-like processes, elongation of the body and increase in number of vertebrae and scales.

Specimens of Rhinogobio sp. show that this genus, although possessing a capsule, differs greatly from Saurogobio, Armatogobio and Rostrogobio. In many respects this genus resembles Gobio (structure of ethmoidal medium, absence of opening in bony roof of cranium, two-pharyngeal teeth, position of anus, etc.). The structure of capsule and air-bladder is extremely specific (see fig. 11).

Gnathopogon tsinanensis and Chilogobio nigripinnis do not essentially differ in their osteological features from the representatives of Gnathopogon and Chilogobio inhabiting the basin of the Amur.

Regular change of characters from Saurogobio to Sarcochilichthys indicates that the genera of gudgeons inhabiting the Amur have been arranged here in the order of their natural relationship. Examination of gudgeons found elsewhere confirms and completes the said regularity.

In seems that the ancestors of contemporary gudgeons approached externally our less specialized forms, such as the species of the genera Gnathopogon and Paraleucogobio. The evolution of these most simply organised forms proceeded in two directions:

(1) Formation of an inferior mouth of the 2nd type, sharpening of lower jaw, formation of ovipositor and reduction of barbels.

(2) Formation of mouth of the Ist type, reduction of air bladder, formation of capsule, sensitive fringed lips, etc.

In the first case alterations have concerned only 3 known genera: Chilogobio, Ladislavia and Sarcochilichthys.

In the second case many genera have altered, these can be divided into three groups.

A. Genera with one-rowed pharyngeal teeth[1] and an opening in the occipital part of the bony cranium.

(a) Adaptation to bottom life was accompanied by elongation of the body and increase in number of segments.
Group I: Rostrogobio, Armatogobio, Saurogobio.

(b) Elongation of the body and increase of number of segments did not take place.
Group II: Abbottina, Pseudogobio, Microphysogobio.

B. Genera with two-rowed pharyngeal teeth and without an opening in the occipital portion of the bony cranium.

Group III: Gobio and Rhinogobio, and evidently various other genera.

On the foundation of the above said, the author gives a list of genera and species of gudgeons inhabiting the basin of the Amur according to their natural affinity. The said basin is populated in total by 15 species of gudgeons belonging to II genera.

[1] The gen. Pseudogobio is an exception as it includes species with one-and two-rowed teeth.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 3

К ПОЗНАНИЮ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

VI. ПЧЕЛЫ КРАЙНЫ И КРЫМА И ИХ МЕСТО СРЕДИ ДРУГИХ ФОРМ APIS MELLIFERA L.

В. В. Алпатов

Из лаборатории экологии Научно-исследовательского института зоологии МГУ

1. Настоящая работа ставит своей задачей заполнить еще один пробел в наших знаниях изменчивости географических форм A. mellifera L.

Крайнская пчела не была никогда предметом специального биометрического изучения. Описана эта пчела впервые Поллманом под названием A. mellifera var. carnica Pall. В незоологическом сочинении Хохлов (1916) дал биометрическую характеристику длины хоботка крайнских пчел, взятых от трех семей. На основании моих пересчетов данных Хохлова среднее арифметическое и вероятная ошибка дают следующие значения 6,601±0,004. В работе Götze (1930) при обсуждении изменчивости различных признаков крайнская пчела упоминается неоднократно. Однако ввиду того, что автор не приводит ни числа семей, из которых брался материал, ни ошибок вычисляемых им констант, его данные не могут считаться методически правильными и поэтому я не считаю нужным привлекать их к обсуждению. Крымская пчела, про биологические особенности которой имеются лишь отрывочные указания (см. Брюхоненко, 1926), никогда не была в руках исследователя-зоолога.

2. Материал, послуживший для настоящего сообщения, был получен из следующих источников. Крайнская пчела пользуется весьма большой популярностью среди пчеловодов США, занимая после итальянской пчелы—основной породы, разводимой там, второе по распространенности место. В бытность мою в Институте для биологических исследований в г. Балтиморе (США) известный американский пчеловод Альберт Ханн, торгующий матками крайнских пчел, прислал мне в июле 1929 г. живых рабочих пчел, которые были зафиксированы мной кипящей водой и сохранены в спирту. Хоботок этих пчел был немедленно там же промерен. Всего было взято для исследования 50 особей, из которых 10 были дочерьми импортированных маток и 40 происходили от маток, дочерей импортных маток.

Помимо этого в Москву мне был прислан редакцией австрийского пчеловодного журнала «Der Bienenvater» сухой материал по крайнским пчелам без указания числа семей, от которых они были взяты.

Материал по крымской пчеле был собран мной во время пребывания в мае 1933 г. в доме отдыха Бати-Лиман. Мной были предприняты пешеходные экскурсии по Байдарской долине с посещением местных татарских сапеточных пасек. Пчелы умерщвлялись цианистым калием, причем немедленно при замирании перед раскладкой в вату у каждой пчелы пинцетом вытягивался хоботок. Пчелы, послужившие для промеров в количестве 50 экземпляров, были взяты из 8 семей. За помощь в обработке материала по крайнской

пчеле я должен принести благодарность практикантке нашей лаборатории Н. Феста.

Я не буду совершенно останавливаться здесь на технике биометрического исследования хитиновых частей пчелы, так как это неоднократно и подробно было описано мной раньше (Alpatov, 1929). Результаты биометрической обработки материала по крайнской и крымской пчеле приведены мной в табл. 2. Ввиду того, что основной задачей настоящей работы является сопоставление этих форм пчелы с пчелами окружающих районов, я счел не лишним привести данные по среднерусской, украинской и кавказским пчелам. В отношении 4 групп кавказских пчел это важно еще потому, что приводимые здесь цифровые данные публикуются в русской печати впервые.

Помимо обычных биометрических приемов сравнения изучаемых форм с другими по отдельным признакам, мной был использован коэфициент Пирсона. К медоносной пчеле, а именно к нахождению соотношений между 4 группами пчел (из Ленинграда, Тулы, Северного Кавказа и из Тбилиси) этот коэфициент был применен А. Михайловым (1930).

Я взял в качестве исходной формулу коэфициента расового сходства C. R. L., предложенную К. Пирсоном (1926) в следующем виде:

$$\Sigma \frac{1}{M}\left\{\frac{1}{M}\left[\frac{(m_s - m_s^1)^2}{\frac{\sigma_s^1}{n}+\frac{\sigma_s^2}{n^1}}\right]\right\} - 1\left[+\frac{1}{M}\right] \quad (1)$$

$$\text{и P. E.} = \pm 0{,}67449\sqrt{\frac{2}{M}} \quad (2)$$

В этих формулах M обозначает число сравниваемых признаков; m — средние арифметические отдельных сравниваемых признаков; σ — стандартные отклонения этих признаков; n — число особей в сравниваемых группах. P. E. — вероятная ошибка искомого коэфициента.

Ввиду того что для сравнения групп, характеризующихся многими признаками, нами были вычислены средние арифметические и их вероятные ошибки, я счел удобным заменить в формуле (1) некоторые выражения другими, исходя из соотношений, которые существуют между σ и P. E., а именно $\text{P. E.} = 0{,}67445\,\frac{\sigma}{\sqrt{n}}$;

$$\frac{\sigma^2}{n} = \frac{\text{P. E.}^2}{0{,}6745^2},$$

исходя из этого, формула (1) приобретает следующий вид:

$$\text{C.R.L.} = \Sigma\left[\frac{0{,}67445^2}{M}\left\{\frac{(m_s - m_s^1)^2}{\text{P.E}_1^2 + \text{P.E}_2^2}\right\}\right] - 1\left[+\frac{1}{M}\right], \quad (3)$$

где P.E.^2 и P.E^2_2 — квадраты вероятных ошибок средних, характеризующих признаки первой и второй сравнимаемой расы или группы. Ввиду того что применение коэфициента расового сходства крайне мало распрастранено среди не только зоологов, но и антропологов, я считаю полезным привести здесь схему вычислительной работы, которая выработалась в моей практике и которая весьма существенно экономит время. Ход вычислений сводится к следующему. Прежде всего на длинных полосках бумаги вертикальными колонками в одной и той же последовательности выписываются средние ариф-

метические признаков сравниваемых групп пчел и квадраты их вероятных ошибок. Делается это для того, чтобы, взяв две любые полосы таблицы и расположив их параллельно друг другу, можно было легко найти те величины, которые необходимы для вычисления коэфициента сходства между данными двумя группами. Пример такого подсчета показан в табл. 1 при сопоставлении среднерусской и крайнской пчелы.

Таблица 1

1	2	3	4	5	6
Средняя Россия	Краинка				
2.453—.000016	2.412—.000025	.041	.001681	.000041	41.0
2.988—.000049	2.869—.000049	.119	.014161	.000098	144,5
1,778—.000025	1,675—.000049	.103	.010609	.000074	143,4
и т. д.	и т. д.	и т. д.	и т. д.	и т. д.	
$=m-P.E_1^2$	$m^1-P.E_2^2$	$m-m^1$	$(m-m^1)^2$	$P.E_1^2+P.E_2^2$	$\frac{(m-m^1)^2}{P.E_1^2+P.E_2^2}$

Суммирование колонки 6-й дает нам сразу выражение, которое может быть поставлено в формулу (2). Так как при большом числе сопоставлений приходится неоднократно находить выражение $\frac{0,6745^2}{M}$ и $\frac{1}{M}$, полезное для различных значений M, т. е. число признаков примерно от 4 до 25, советую составить вспомогательную таблицу.

3. Начну с крайнской пчелы. По абсолютным размерам тела она меньше пчелы средней полосы Союза (московская пчела в нашем материале), крупнее пчелы итальянской и близка пчелам украинской и пчеле серой кавказской. Число зацепок высоко, как это характерно для южных пчел. Хоботки длиннее, чем у итальянских, что следует как из наших данных, так и из данных Хохлова. В окраске третьего тергита желтизны меньше, чем у серой пчелы с Центрального хребта Кавказа. Кубитальный индекс резко отделяет крайнскую пчелу от пчел Севера и горного Кавказа, сближая ее с пчелами Закавказья, Украины и Италии. По индексу широколапости крайнка отличается от итальянки и близка к кавказским пчелам.

По относительной длине конечностей близка к московской пчеле. Относительное развитие восковой железы показывает северный тип и близко по индексу к московской пчеле. По тарсальному индексу крайнка резко отличается от итальянки и совпадает с типом кавказских пчел (табл. 2).

Если обратиться к табл. 3, которая дает сводку данных по коэфициенту группового сходства, то выводы получаются следующие. По абсолютным признакам крайнская пчела оказывается всего ближе к украинской пчеле, по признакам пропорций тела—к пчеле московской и, наконец, по совокупности признаков—опять к пчеле украинской. Дальше всего, судя по совокупности признаков, крайнка отстоит от северокавказской, итальянской и московской пчел. Подводя итоги, можно охарактеризовать кратко крайнскую пчелу в следующих словах: серая пчела, по размерам ближе всего стоящая к украинской пчеле, отличается от нее кубитальным, тарсальным и, пожалуй, восковым индексами (табл. 3).

Необходимо отметить имеющиеся указания на то, что у крайнской пчелы края 2—5-го тергита снабжены светлыми полосками

опушения—Tomentbinden, как пишет Буттел-Реепен, которые позволяют отличить крайнскую пчелу по общему виду. Гётце (1936) считает возможным ввести в характеристику мелких систематических групп пчелы длину волосков, сидящих по заднему краю тергитов. При этом оказывается, что у южных форм волоски короче, чем у северных. «Подшерсток» Filzhaar, по Гётце, у крайнской пчелы короче, но гуще, чем у пчелы из Германии.

Оценивая положение крайнской пчелы среди других форм медоносной пчелы Европы и Кавказа, нельзя не остановиться на ее биологических особенностях. Научные исследования по биологии крайнской пчелы до сих пор никем не производились и поэтому

Таблица 3. C. R. L. — при сопоставлении крайнской и крымской пчелы с пчелами из других местностей. A — для абсолютных признаков. B — для индексов за исключением кубитального. C — для всех признаков за исключением кубитального индекса. D — для всех признаков в целом. C. R. L. — for the carniolan and the crimean bees as compared with bees from other localities. A — for the absolute characters. B — for the indices except the cubital one. C — for all characters except the cubital index. D — for all characters.

	Apis mellifera carnica Pall.				A. mellifera taurica n. s. sp.			
Москва, Moscow	69,11 ±.26	2,94 ±.48	53,59 ±.23	77,39 ±.22				
Украина, Ukraina	14,11 ±.26	12,55 ±.48	13,81 ±.23	13,68 ±.22	35,77 ±.26	17,75 ±.48	31,60 ±.23	31,42 ±.22
Северный Кавказ, N. Caucasus	72.17 ±.26	97,17 ±.43	79,18 ±.22	79,18 ±.22	29,32 ±.26	17,74 ±.43	26,16 ±.22	26,16 ±.22
Центральный, C. Caucasus	55,94 ±.26	31,30 ±.43	49,51 ±.22	48,97 ±.21	50,96 ±.26	9,00 ±.43	39,97 ±.22	38,14 ±.21
Абхазия, Abkhasia	57,29 ±.26	58,74 ±.43	57,72 ±.22	60,15 ±.21	30,15 ±.26	12,23 ±.43	25,48 ±.22	24,21 ±.21
Мигри, Migri	32,68 ±.26	56,75 ±.43	39,42 ±.22	37,43 ±.22	13,98 ±.26	5,68 ±.43	11,73 ±.22	14,31 ±.22
Италия, Italy	65,23 ±.26	81,75 ±.43	69,63 ±.22	66,14 ±.21				
Число признаков Number of characters	13—14	4—5	17—19	18—20	13—14	4—5	17—19	18—20
	A	B	C	D	A	B	C	D

я привожу здесь только указания пчеловодов-практиков. Буттел-Реепен (1906) отмечает следующие биологические особенности крайнской пчелы: исключительное миролюбие, склонность к роению и очень сильное червление. Рут (1935) не считает крайнку более миролюбивой, чем пчелу итальянскую, но не надо при этом упускать из виду, что Рут сопоставляет крайнку с американизированной итальянкой, пчелой, подвергшейся серьезному селекционному воздействию. Рут отмечает, что крайнка миролюбивее темных пчел из Франции. Он приводит еще ряд биологических особенностей крайнских пчел. Так, например, подобно всем южным желтым породам пчел в отличие от пчел севера Европы при вынимании рамки, покрытой пчелами, они не убегают вниз, а спокойно продолжают находиться на прежних местах. Они выводят детку (Рут) в то время, когда итальянки перестают это делать. Они собирают мало прополиса, а запечатывают мед белой печаткой, подобно северным пчелам. Перечисленные биологические особенности крайнки заставляют счи-

тать ее формой, как бы объединяющей в себе ряд биологических признаков пчел северной Европы, Италии и Кавказских гор (серая кавказская пчела). С этими последними крайнку сближает миролюбие поведения и сильное червление. Несмотря на то, что пчела Украины издавна разводится человеком, в литературе нет данных по сопоставлению ее биологических особенностей с пчелами других пород. Однако из расспросов пчеловодов, работавших на Украине и в средней полосе Союза, мне известно, что поведение украинки существенно отличается от поведения, например, московских пчел. В частности, должно быть отмечено большее миролюбие украинки. Я могу высказать предположение, что при специальном изучении крайнская пчела, по признакам строения ближе всего стоящая к пчеле украинской, и по биологическим признакам окажется на нее похожей.

Переходим к пчеле крымской. Необходимо отметить, что во всех своих предыдущих исследованиях по географической изменчивости пчел я брал материал, собранный или во вторую половину лета, или немедленно после зимовки. Делалось это потому, что, как установил А. С. Михайлов (1927), размеры пчелы колеблются по сезонам года, причем в начале лета размеры бывают наименьшие. Сборы крымских пчел были произведены мной во второй половине мая, поэтому есть основание опасаться, что полученные данные по абсолютным размерам частей тела меньше тех размеров, которые бывают осенью, и потому не могут быть сравниваемы с пчелами других районов.

Исходя из этих предпосылок, мы не можем сравнивать без поправок на сезонную изменчивость абсолютные размеры наших крымских пчел с пчелами других местностей. Как показывают данные Михайлова, весеннее снижение длины хоботка в сравнении с осенними размерами достигает 2,5%, а снижение размеров других признаков тела—в среднем 4%. Если увеличить полученные для пчел абсолютные размеры хоботка и признаков крымских пчел на указанные проценты, то крымская пчела по размерам этих признаков оказывается схожей с пчелой Центрального кавказского хребта, т. е. с A. mellifera caucasica Gorb. Так как эти пересчеты вносят элемент произвольности, я не считаю нужным долго останавливаться на сравнении абсолютных размеров крымской пчелы с другими пчелами и считаю более правильным охарактеризовать крымскую пчелу по индексам, которые, за исключением индекса хоботка, как видно из работы Михайлова (1927), не дают улавливаемых сезонных изменений. Прежде чем перейти к оценке этих индексов, надо упомянуть признак, тоже не дающий, по Михайлову, сезонных колебаний, а именно число зацепок на задних крыльях. Крымская пчела характеризуется, видимо, очень небольшим числом зацепок и отличается как от украинской, так и кавказских пород.

Относительная длина конечностей у крымской пчелы больше, чем у северной и украинской пчел, и сходна с пчелами Кавказа. Крымская пчела по индексу тарсуса также похожа на кавказских пчел, а не на пчел близлежащей Украины. Кубитальный индекс 57,98±77 выше, чем на Украине, что тоже сближает крымскую пчелу с пчелами кавказскими. Наконец, индекс восковой железы выше, чем на Украине, тогда как, если бы считать крымскую пчелу естественным продолжением географической цепи форм, тянущейся с севера на юг от Москвы через Украину, этот индекс должен был бы быть меньше, чем у украинской пчелы.

В отношении развития желтизны крымская пчела похожа на серую горную кавказскую пчелу. Обращаясь к коэфициенту группового сходства, я считаю нужным обратить внимание лишь на графы, касающиеся индексов. Как видно, крымская пчела по пропорциям

Таблица 2. Биометрические характеристики

Table 2. Biometric constants (averages
The absolute dimensions

	Признаки и их порядковые номера Characters and their numbers	Средняя полоса СССР (Алпатов, 1927) Middle Russia (Alpatov, 1927)	Украина (Алпатов, 1927) Ukraina (Alpatov, 1927)	Италия (Алпатов, 1929) Italy (Alpatov, 1929)
Длина 2-го стернита	Length of the 2nd Sternum 8	2,453±.004	2,387±.005	2,306±.005
Длина 1-го воскового стернита	Length of the 1st wax Sternum 22	2,998±.007	2,858±.007	2,732±.006
Длина 1-й восковой железы	Length of the 1st wax gland surface 21	1,778±.005	1,632±.006	1,511±.005
Ширина 1-й восковой железы	Width of the 1st wax gland 10	2,541±.006	2,423±.008	2,302±.006
Длина 3-го спинного колечка	Length of the 3rd tergum 11	2,345±.005	2,266±.006	2,172±.005
Длина желтой полосы на 3-м тергите	Length of the yellov stripe, 3rd tergum 26	—	—	1,076±.021
Длина 1-го членика лапки	Length of the 1st tarsal joint 5	2,125±.004	2,095±.004	2,081±.005
Длина голени	Length of the tibia 4	3,363±.006	3,293±.005	3,225±.005
Длина бедра	Length of the femur 23	2,738±.004	2,678±.004	2,653±.005
Дистальная длина крыла	Distal length of the wing 25	4,553±.002	4,499±.003	4,333±.012
Проксимальная длина крыла	Proximal length of the wing 24	4,913±.002	4,871±.003	4,713±.009
Ширина крыла	Width of the wing 2	3,166±.002	3,189±.003	3,168±.008
Число зацепок	Number of hooks 3	20,70±.04	21,08±.06	21,51±.08
Длина хоботка	Tongue length 13—16	6,115±.003	6,549±.003	6,234±.010
Индексы	Indices			
21 : 22	21 : 22	59,53±.12	57,10±.13	55,31±.15
5 : 11	5 : 11	90,69±.24	92,55±.26	95,80±.33
4 : 11	4 : 11	143,48±.36	145,44±.41	148,61±.45
23 : 11	23 : 11	116,81±.23	118,30±.32	122,25±.38
26 : 11	26 : 11	—	—	49,50±.91
Кубитальный индекс	Cubital index	67,57±.29	50,79±.48	47,05±.51
Тарсальный индекс	Tarsal index	55,51±.12	56,41±.13	55,88±.14

(M ± P. E.) пчел из различных местностей.

and probable errors) for bees of different localities. expressed in mm)

Северный Кавказ (Алпатов, 1929) N. Caucasus (Alpatov, 1929)	Абхазия (Алпатов, 1929) Abkhasia (Alpatov, 1929)	Центральный Кавказский хребет (Алпатов, 1929) Central Cauc. montains (Alpatov, 1929)	Армения, Мигри (Алпатов, 1929) Armenia, Migri (Alpatov, 1929)	Крайнская пчела, Австрия Carniolan bee, Austria	Крайнская пчела, США, от А. Ханн Carniolan bee U. S. A. from A. Hann	Крым Crimea
2,391±.004	2,390±.005	2,406±.004	2,341±.007	2,412±.005		2,301±.006
2,830±.005	2,855±.005	2,884±.005	2,789±.010	2,869±.007		2,714±.009
1,589±.004	1,633±.003	1,670±.004	1,610±.006	1,675±.007		1,577±.007
2,390±.005	2,365±.005	2,393±.005	2,337±.007	2.397±.010		2,342±.007
2,257±.004	2,274±.004	2,293±.005	2,220±.007	2,272±.007		2,215±.008
0,8116±.0174	0,7188±.0159	0,5054±.0132	1,297±.040	0,1515±.0260		0,5692±.034
2,116±.005	2,087±.003	2,095±.004	2,058±.006	2,060±.005		2,105±.006
3,438±.005	3,421±.004	3,405±.005	3,314±.008	3,206±.006		3,384±.005
2,777±.004	2,741±.003	2,750±.004	2,669±.006	2,640±.006		2,675±.005
4,398±.003	4,469±.005	4,511±.008	4,440±.010	4,475±.012	4,489±.010	4,390±.009
4,792±.004	4,833±.006	4,846±.007	4,685±.016	4,753±.011	4,849±.012	4,742±.009
3,071±.004	3,146±.004	3,166±.006	3,158±.010	3,205±.009	3,212±.006	3,147±.006
20,61±.06	20,91±.08	21,33±.10	21,71±.13	21,57±.17		20,16±.17
—	6,653±.010	6,856±.010	—	—	6,437±.014	6,440±.016
56,15±.11	57,18±.09	57,92±.11	57,75±.24	58,57±.17		57,98±.17
93,79±.21	91,77±.15	91,40±.22	91,74±.23	90,11±.34		94,84±.37
152,40±.24	150,46±.23	148,51±.28	149,35±.55	140,70±.45		152,29±.54
123,10±.21	120,54±.18	119,93±.23	120,98±.51	116,44±.39		120,47±.48
35,90±.76	31,62±.70	22,32±.59	58,53±1,82	8,70±1,68		19,89±1,57
—	58,33±.48	55,14±.67	45,15±.80	47,05±.56	46,43±.47	57,98±.77
58,12±.10	58,26±.11 58,61±.12	59,08±.14 58,87±.20	57,95±.19	58,25±.11		57,73±.13

тела ближе всего стоит к пчелам Армении (Мигри), Центрального Кавказа и Абхазии.

Подводя итоги, надо считать крымскую пчелу близкой к серым кавказским пчелам, т. е. A. mellifera caucasica. Оторванность ее распространения от распространения серой кавказской пчелы и меньшая длина хоботка позволяют считать крымскую пчелу особой формой и выделить в качестве подвида под названием A. mellifera taurica s. sp. nova.

Быть может, в дальнейшем крымскую пчелу будет правильно рассматривать в качестве natio серой кавказской пчелы.

Биологические особенности крымских пчел мало известны. Я позволю себе привести здесь выдержки из письма И. В. Губаренко, опытного пчеловода из города Старый Крым, любезно поделившегося со мной своими наблюдениями.

„Крымские пчелы очень миролюбивы. К воровству мало склонны. Если бывают роевые годы, то в семьях крымских пчел можно насчитать и больше 100 маточников. Не редкость, что старая матка (особенно если удерживается 3—4 года) миролюбиво уживается с молодой и даже плодной (я насчитывал по 12 дней совместной жизни и наблюдал их червящих в одной улочке на соседних рамках, но молодых плодных маток в совместной жизни не наблюдал). Прополиса крымские пчелы не запасают. Приятной особенностью крымских пчел является то, что рои собираются на запах растертой маточной травы (мелиссы), но привозные пчелы не все одинаково реагируют на эту траву.

Крымские пчелы великолепные строители, даже в маловзяточные годы. Они идут со взятком от зари до зари, не прерывая работы и среди дня при температуре 30—40°“.

ЛИТЕРАТУРА

1. Alpatov W. W., The Quart. Rev. of Biol., vol. 4, No. 1. 1929.—2. Брюхоненко А., Пчеловодство М.—Л, 1926.—3. Götze G., Arch. f. Bienenk., Bd. 11, H. 5/6, 1930.—4. Götze G., Deutscher Imkerführer 10 Jahrg. 1936.—5. Buttel-Reepen H. V., Mitt. Zool. Mus. Berlin, Nr. 7, Bd. 3, H. 2,—6. Михайлов А. С., Опытная пасека, № 6, 1927.—7. Михайлов А. С., Труды Вс. съезда по генетике, селекции и т. д., т. 4, 1930.—8. Pearson K., Biometrica, v. 18, 1926.—9. Pollmann A., Wert der verschiedenen Bienenrassen und deren Varietäten bestimmt durch Urteile namhafter Bienenzüchter, 2 Auflage, Leipzig., 1882.—10. Root A. and E., The ABC and XYZ of bee culture, Medina, 1935.—11. Хохлов Б. П., Пчеловодное хозяйство, в. 2.

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF VARIATION IN THE HONEY BEE

C. CARNIOLAN AND CRIMEAN BEES AND THEIR PLACE AMONG OTHER FORMS OF APIS MELLIFERA L.

by W. W. Alpatov

Laboratory of Ecology, Institute of Zoology, University of Moscow

This is an attempt to give a biometrical study of the taxonomy of two local races of Apis mellifera L. namely that from Carniola (Austria) and from the Crimean mountains. The materials investigated is of a following origin. The first sample of Carniolan bees was obtained through the kindness of Mr. A. Hann (USA) sent to me in 1929. These bees were killed by boiling water and preserved in alcohol. The total number of bees investigated was equal to 50, ten of which were daughters of queens imported to USA and the rest represented the progeny of a first generation of imported queens. The second sample of dried Carniolan

bees was obtained from the Editor of «Der Bienenfater» without any indication as to ihe number of colonies from which the bees were taken.

The crimean bees were collected during an author's trip to the Crimean valley Baidari in May of the year 1933. The animals were killed by vapours of kalium cyanide and preserved with tonques stetched out on layers of cotton. 50 specimens used for investigation came from 8 colonies kept by a tartar beekeeper in primitive basket hives. To the biometrical methods used previously (see Alpatov, 1929) Pearson's coefficient of racial likeness was added. A modification of the original formula (3) adapted to averages provided with probable errors was developed as well as a technique fitted to a rapid calculation of a series of such coefficients (see Table 1). The biometric constants and the C. R. L. are shown on table 2 and 3. The Carniolan bee can be characterized as a grey coloured bee standing in regard to its absolute size closely to the ukrainian bee from the South of the European part of USSR. There is a difference between these forms in regard to the cubital, the tarsal and probably the wax gland indices. Taking into consideration the biological characters of the Carniolan bee the statement is to be made that this bee represents a peculiar mixture of characters typical for bee races of Northern Europe, Italy and Caucasian mountains.

Turning now our attention to the Crimean bee we must mention that our material was collected in May when, according to Michailov (1927), the bees do not reach yet their full body dimensions. Therefore, we must be very cautious in comparing the absolute dimensions of the Crimean bee with that of other bee races studied in other seasons of the year. In general there seems to be a close resemblence of the Crimean bee to bees of Armenia, Abkhasia and to the central Caucasian mountain. A shorter tongue length and its own area of distribution separated from that of the Caucasian bees give the right to consider the Crimean bee as a separate geographical race and to designate it as Apis mellifera taurica subspecies nova. Thanks to the kindness of a crimean beekeeper Ivan Gubarenko the following biological features of the Crimean bee may be mentioned. The bees are very gentle and are not inclined to robbery. During the swarming years in a colony of Crimean bees up to 100 queen cells may de observed. An old queen, particularly on her third or fourth year of life, can peacefully live togheter with a young and even a fertile queen. Cases were observed when both queens lived during 12 days together and even produced eggs in one and the same bee space on two neighbouring combs. Propolis is not produced. An important and usefull quality of the Crimean bee swarms is that they can be attracted by the odour of Melissa officinalis L. while bees imported from other places differ in that reaction. The Crimean bee is a splendid comb construct or even at a time of a scarse honey flow. They store nectar from the sunrise to the sunset without interrupting their work during the hoitest period of the day at a temperature of 30—40°C.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 3

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ И НАСЛЕДОВАНИИ ОКРАСКИ И РАСЦВЕТКИ У СОБОЛЯ (MARTES ZIBELLINA)

А. Л. Пономарев

Из лаборатории генетики Научно-исследовательского института зоологии МГУ

I. ВВЕДЕНИЕ

В 1929 г. Московский зоопарк впервые добился получения приплода от соболей в неволе. С тех пор изучение биологии этого ценного пушного зверя подвинулось вперед настолько, что проблему его размножения в условиях клеточного содержания можно считать в основном решенной. Однако до сих пор вопросы изменчивости и наследственности соболя остались сравнительно мало разработанными. Это вполне понятно. Соболь является довольно трудным объектом для генетической работы как вследствие своей чрезвычайно длительной (около 9 месяцев) беременности, медленного (на втором году жизни) полового созревания и небольшого (в среднем 3) числа детенышей в пометах, так и вследствие непрерывного, трансгрессирующего характера изменчивости большинства своих признаков, в том числе и окраски и расцветки.

Настоящая работа является попыткой объединения сравнительно немногочисленных данных об изменчивости и наследовании окраски и расцветки соболя, признаков, сильно влияющих на ценность его шкурки.

Темные шкурки ценятся значительно дороже светлых. Последние обычно подвергаются окраске, что снижает их прочность и уменьшает блеск и мягкость. Наличие большого головного пятна или сильной седины также может снизить ценность соболиной шкурки.

В задачу работы, естественно, не могло входить исчерпывающее разрешение всех поставленных в ней вопросов. Для этого необходим гораздо больший материал, чем тот, которым мы располагали. Целью ее является только наметить те пути и методы, которыми изменчивость и наследственность у соболя могут изучаться в дальнейшем.

Несмотря на трудность, изучение генетики соболя представляет большой интерес как с практической, так и с чисто теоретической точки зрения. Если не сейчас, то в самом ближайшем будущем перед генетикой встанет задача участия в выведении новых форм этого ценного зверя. Кроме того, изучение генетики соболя может дать много материала о генетическом строении диких популяций вообще.

Основным материалом этой работы являлись соболя Московского зоопарка. Собирался также материал и на московском холодильнике Союззаготпушнины. Некоторые материалы получены также с соболиной фермы I Московского зверосовхоза (в Пушкино) и из Александровского зверосовхоза.

II. АБЕРРАНТНЫЕ ОКРАСКИ И РАСЦВЕТКИ

Как и среди других животных, среди соболей попадаются как более или менее редкое исключение индивиды с резко необычной окраской или рисунком: альбиносы, хромисты, акромеланисты, пегие соболи и соболи с подпалом.

Подобные исключительные особи появляются, вероятно, вследствие прихода в гомозиготное состояние соответствующих рецессивных генов, по которым были гетерозиготны оба родителя аберранта. Что это именно так, пока с полным основанием можно утверждать только относительно пеголапости и пегоголовости. Однако многочисленные работы на разных видах мух рода Drosophila и на некоторых других объектах показали, что дикие популяции насыщены рецессивными генами и нет никаких оснований думать, что у соболя дело обстоит иначе, хотя возможно появление аберрантных особей и от других причин.

Необходимо оговориться, что применение терминов альбинизм, акромеланизм и т. д. не обозначает утверждения, что эти типы аберрантных окрасок или расцветок зависят от генов, гомологичных генам альбинизма, акромеланизма у других животных (например, у грызунов), а также, что все соболи альбиносы или акромеланисты имеют одинаковую генетическую природу. Может быть, это и верно, но пока можно говорить только о некоторых типах окраски и расцветки, сходных с таковыми у других животных и сходных друг с другом.

а) Белые соболи

Давно известно, что среди соболей очень редко попадаются белые особи, или, как их называют промышленники, «князьки» [Черкасов, 1863 (20)]. Брандт (1855) (4) считает, что есть два типа белых соболей: 1) почти чисто белые, имеющие на крестце, горле и лапах светло коричневато-оранжевый налет, и 2) имеющие коричневато-оранжевые тона еще на брюхе и по середине спины. Подобные желтоватые или оранжевые тона есть на шкурке белого соболя-самца № S—5668 из коллекции Зоологического музея МГУ; о них же говорится и в описании шкурки белого соболя, добытого Ядонцевым на реке Корда (Северный Енисей) (заметка в журнале «Охотник и пушник Сибири», № 5 за 1929 г.). По словам специалиста по пушному товароведению проф. Б. А. Кузнецова, эти оранжевые и желтые тона могут получаться от того, что в волосах шкурки, вследствие плохой технической обработки, проступает жир.

Какого цвета глаза у белых соболей? По этому вопросу в литературе есть два разноречивых указания: Арсеньев (1925) (1) пишет, что «губы и нос у них (белых соболей) пигментированы, а глаза отнюдь не красные», т. е. белых соболей нужно называть не альбиносами, а лейцистами; Черкасов (1863) (20) считает, что глаза у белых соболей красные (однако оговаривается, что он лично таких соболей не видел), т. е., по Черкасову, белые соболи — настоящие альбиносы. Нос и губы у шкурки белого соболя из коллекции Зоологического музея МГУ, несомненно, не пигментированы. Очевидно, этот соболь был настоящий альбинос.

Так как настоящий альбинизм свойствен другим представителям семейства куньих (Mustelidae): хорькам, ласкам и норкам, то, вероятно, у соболя существует и настоящий альбинизм и лейцизм.

б) Акромеланистические соболи

Акромеланистическими называются особи с ослабленной способностью образовывать пигмент, причем он образуется главным образом на лапах, ушах, кончике морды и на хвосте. Примером такой формы может явиться соболь-самец Енисейского кряжа, шкурку которого я видел на холодильнике Сюззаготпушнины в Москве. Основной окрас шкурки — кремовый; нос, уши, лапы, хвост, полоса

по хребту и перекрещивающаяся полоса по лопаткам светлокоричневые; брюхо несколько темнее кремовых боков и по середине него идет белая полоска; пуховые волосы на всем теле очень светлосерые, почти белые; горловое пятно расплывчато. (При рассматривании шкурок подобных соболей бросается в глаза их сходство с кроликами породы «Мардер» и особенно с кошками сиамской породы, которые имеют кремовый или светлобурый окрас тела и темнокоричневые нос, хвост, уши и лапы, а также темную полосу по спине.) Акромеланизм — самая частая аберрация окраски у соболя. По мнению бонитера Московского холодильника Союззаготпушнины т. Попова, они встречаются со средней частотой 1 шкурка на 500 по разным партиям. В некоторых партиях они попадаются еще чаще: так, в партии в 90 енисейских соболей, которую мы просмотрели на холодильнике Союззаготпушнины в 1934 г., оказалось два акромеланиста. В случайной выборке из партии тобольских соболей в 48 штук — два акромеланиста, в партии в 52 амурских соболя — один.

У шкурки соболя-самца из коллекции Зоологического музея МГУ (№ S — 5677) и у соболя-самца «Белогорца», содержавшегося в питомнике биостанции юных натуралистов в Сокольниках (к сожалению, этот соболь погиб, не оставив потомства), кончики лапок и кончики хвостов белые, в остальном они — типичные акромеланисты. Оба соболя происходят из Баргузина. Вероятно, мы тут имеем дело с комбинацией акромеланизма и пегости, тем более что пегие соболи, как сообщил нам в письме заведующий Баргузинским заповедником З. А. Сватош, в Баргузине попадались. Акромеланизм не ограничен полом, попадаются как самцы, так и самки.

в) Хромизм у соболей

Хромистами называются животные с подавленной способностью развивать темные пигменты в волосах, желтые же пигменты развиваются у таких соболей свободно и потому они бывают окрашены в желтые цвета. У соболей-хромистов способность образовывать темный пигмент не подавлена вполне и у хромистического соболя-самки из коллекции Зоологического музея МГУ (№ S — 5567) на лапах, корне хвоста, хвосте и на спине есть буроватый налет. Все хромистические соболи имеют белые с желтыми верхушками пуховые волосы и по этому признаку всегда легко отличаются от светлых нормально окрашенных соболей, у которых нижняя часть пухового волоса всегда серая.

Брандт (1855) (4) различает два типа хромистов: светлокоричневато-желтых, которых он называет fusco flavescens, и коричневато-рыжеохристых, которым он дает имя ochnacea seu ferruginea. Соболи-хромисты попадаются довольно часто. В партии в 90 енисейских соболей оказалось два хромиста, а среди 48 тобольских — один.

г) Пегость у соболей

Под пегостью следует понимать наличие участков кожи, на которых растут волосы, или вовсе не несущие никаких пигментов, или несущие только желтые пигменты. У соболей встречаются аберрантные пегости следующих типов: пеголапость, белый кончик хвоста, пегоголовость, пежины на животе (около пупа) и белые пятна по обеим сторонам крестца. Более распространенным типом пегости является пеголапость. Пеголапость может захватывать иногда все четыре лапки, иногда только две передних, а иногда только один средний палец на передней лапке. Другие типы пегости встречаются

реже. Мнение Арсеньева (1926) (1) о том, что пегости у соболя присущи только самкам, очевидно ошибочно. Сейчас в Московском зоопарке можно видеть молодого самца с белым кончиком левой передней лапы. Степень развития пежин у соболя сильно варииpует от очень маленьких участков до очень больших, как, например, у соболя, рисунок которого приводится в работе Брандта (1855) (4), вся нижняя поверхность тела белая, на бока заходят своеобразные белые «мысы», белые пятна также на бедрах.

Относительно наследования двух типов пегости — пеголапости и пегоголовости — можно привести следующие данные: в 1934 г. в Пушкинском зверосовхозе от самки № 118 (ее происхождение мне неизвестно) и саянского самца № 119 родилась самка с белым кончиком хвоста. В том же году в Московском зоопарке от уральско-енисейской гибридной самки «Галочки» и западносаянскаго самца «Ачинского» родилась самочка с белыми (точнее желтоватыми) кончиками передних лапок. Там же в 1936 г. от уральской самки «Кривой зуб» (мать «Галочки») и баргузинского соболя «Енисей» в помете из трех детенышей (все три самца) у одного экземпляра

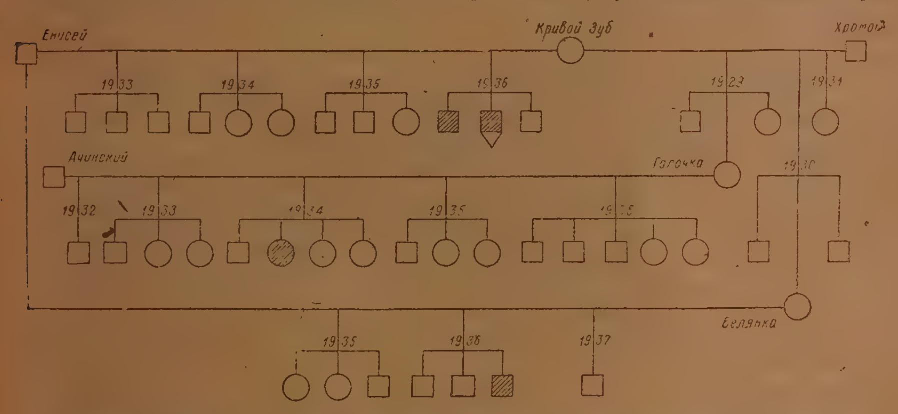


Рис. 1. Родословная № 1. Пеголапость и пегохвостость у соболей Московского зоопарка.
Fig. 1. White paws and tail in sables of the Moscow Zoological Garden.

были белые кончики передних лапок, а у другого белый кончик хвоста и немного белых волос на кончике правой передней лапы; кроме того, от уральско-енисейской гибридной самки «Белянки» (дочь самки «Кривой зуб» и родная сестра «Галочки») и того же самца «Енисей» родился самец с белым кончиком левой передней лапы (см. приложенную родословную № 1).

Первый вывод, который можно сделать на основании этих данных, — это, что коль скоро от одной самки и от двух ее дочерей были получены пегие дети, то очевидно, что этот признак наследственен. Второй вывод тот, что поскольку от одной самки в одном помете получен пеголапый и пегохвостый соболенок, то, вероятно, и пеголапость, и пегохвостость имеют сходную, если не одинаковую, генетическую природу. Третий вывод тот, что поскольку пегие дети родились от нормальных родителей, то здесь имеет место выщепление рецессивного признака. Что касается этого последнего вывода, то при более внимательном подходе к имеющимся данным возникают некоторые сомнения в его правильности.

Намечается некоторый недостаток рецессивов (табл. 1). Разница между фактически наблюдаемым числом рецессивов и теоретически ожидаемым укладывается в 2,59 ошибки наблюдаемого, т. е. вероятность того, что она не случайна, около 0,99.

Таблица 1

Пары	Общее колич. потомков	Из них		Теоретически ожидаемые числа	
		непегих	пегих	непегих	пегих
Самка № 118, самец № 119	4[1]	3	1	2,40	1,60
Самка «Кривой зуб», самец «Енисей»	12	10	2	9	3
Самка «Белянка», самец «Енисей»	6	6	1	5,21	1,79
Самка «Галочка», самец «Ачинский»	16	15	1	12	4
Итого	38	34,00 ± ± 2,08	5	28,61	10,39

Теоретически ожидаемые числа пегих и непегих для скрещиваний самки № 118 × самца № 119 и самки «Белянка» × самца «Енисей» вычислены с поправкой по формуле апостериорного метода

$$\frac{D}{R} = \frac{3(2^{n-2}-1)}{2^{n-2}},$$

где $\frac{D}{R}$ — отношение количества особей с доминантными признаками к количеству особей с рецессивными признаками, а n — общее число потомков от данного скрещивания. Для остальных скрещиваний поправка не вводилась, так как при относительно больших числах потомков она становится очень маленькой величиной.

Если подобная нехватка рецессивов не случайна, то она может быть объяснена их неполным проявлением, что кажется весьма вероятным. Но может быть и другое объяснение: если в данном случае идет выщепление рецессивов, то, очевидно, что все родители должны быть гетерозиготами по рецессивному гену пегости. И хотя самка «Галочка» и самка «Белянка» являются дочерьми самки «Кривой зуб» и самец «Енисей» происходит из местности, где пеголапые соболи встречаются, а самец «Ачинский» и самец № 119 происходят из одного района, но все же для того, чтобы предположить, что все они являются гетерозиготами по гену пегости, необходимо допустить колоссальную распространенность этого гена, а среди большого количества просмотренных на холодильнике Союззаготпушнины соболей нам попался только один пеголапый. Известно, что рецессивные пегости у многих млекопитающих обладают способностью иногда проявляться у гетерозиготов, давая маленькие участки депигментированной кожи. Может быть, появление пеголапых и пегохвостых соболей в Московском зоопарке и в Пушкинском зверосовхозе обусловлено не выщеплением рецессивного гена, а его проявлением у гетерозиготов. Если это предположение верно, то пеголапость должна проявляться приблизительно у 25% гетерозиготов.

Что касается наследования пегоголовости, то бывший заведующий охотничьим хозяйством Шантарских островов проф. Н. И. Устюжанинов сообщил нам следующее: в 1928 г. в августе с острова Большой Шантар на остров Феклистов, где раньше соболь водился, но был весь истреблен, были завезены 17 соболей, из которых часть местных — шантарских, а часть баргузинских. 10 ноября 1931 г. обходчики видели на острове Феклистова большого соболя, голова и шея до передних лапок и вся грудь у которого были белые, а 14 ноября того же года — другого соболя с белой головой (возможно,

[1] От этой пары получено за 1933 и 1934 гг. 7 потомков, но 3 из них умерли очень рано и о их фенотипе ничего неизвестно.

что они два раза видели одного и того же зверя). Трудно допустить, что пегоголовость могла возникнуть в результате какого-нибудь внешнего воздействия и так как все 17 соболей, завезенных на остров Феклистов, были нормальными по фенотипу, то, вероятно, тут имеет место выщепление рецессивного гена.

д) Подпал у соболей

По сообщению Черкасова (1863) (20), среди соболей попадаются особи с «совершенно красновато-желтым брюшком и грудью, тогда как спинка и бока были совсем черные». Проф. И. Н. Шухов из Омска в письме сообщил нам о двух соболиных шкурках, происходивших с реки Сосьвы и имевших такую окраску: «Спина окрашена, как у светлого соболя, а бока и брюшко цвета колонка» (т. е. яркорыжие — А. П.) Вероятно, в обоих случаях речь идет о наличии у соболя аберрации, сходной с «подпалом» у собак или «черноогненной» расцветкой у кролика (ген g^{o}—3-я аллель серии агути).

Список аберрантных окрасок и расцветок соболей наверно не исчерпывается альбинизмом, акромеланизмом, подпалом и пегостями. От одного старого промышленника т. Козина нам пришлось слышать, что в 1929 г. в Уссурийском крае была убита самка соболя «цветом, как летяга», т. е. светлосерая. Сабанеев (1874) (16) пишет, что в Уссурийском крае попадаются соболи серопепельного цвета, а в Западной Сибири — с явственным темным ремешком на спине. Однако о чем идет речь во всех этих случаях, судить трудно.

III. НОРМАЛЬНАЯ ОКРАСКА

Нормальная окраска соболя сильно варьирует. В соболиных популяциях встречаются как угольночерные, так и светлопесчаные (однако не хромистические) особи. Между теми и другими есть все степени переходов, дающие яркую картину непрерывной изменчивости.

Подобный сложный характер изменчивости окраски соболя может быть отчасти объяснен тем, что сама окраска соболя слагается из трех элементов: интенсивности окраски остевых волос, цвета верхушек пуховых волос и распределения интенсивно пигментированных сетей по телу. Цвет остевых волос может варьировать от светлокоричневого, почти желтого, до смольночерного. Верхушки пуховых волос (их основание всегда белое, а средняя часть — серая) могут варьировать по краске от светложелтой до темнокоричневой, каштановой и до голубой. Интенсивно пигментированные ости могут распределяться или более, или менее равномерно по телу или сосредоточиваться на хвосте, носу, лапах, наружной стороне ушей, на животе и по хребту. Последний тип распределения интенсивно пигментированных остей наблюдается чаще всего у светлых животных, но и у самых темных индивидов горло и щеки бывают все же несколько светлее остальных частей тела.

На общую окраску соболя влияют также и такие качества мехового покрова, как густота, длина и блеск.

Существует довольно сильная сезонная изменчивость соболиной окраски. Летний наряд соболя гораздо темнее зимнего. Полового диморфизма по окраске у соболя или нет, или он очень слабый.

Уже давно было известно, что соболь образует расы, отличающиеся целым рядом признаков, в том числе и окраской. Проф. С. И. Огнев в своей монографии «Звери Восточной Европы и Северной Азии» (1931) (16), описывая шесть подвидов соболя (главным образом по признакам краниологическим), дает описание окрасок, которые он считает типичными для каждого подвида: а) Martes zi-

bellina zibellina L.—тобольский соболь. Окраска очень бледная, общий тон ее варьирует от тусклого, бледносероватого до коричневато-палевого, даже интенсивнобурого. Подпушь сравнительно тусклая, бледная; б) Martes zibellina jeneseensis Ognev—енисейский соболь. Окраска темнее тобольских. Подпушь сероватобуроватая. Концы ее палевые. Концы ости интенсивнобурые; в) Martes zibellina sajanensis Ognev—саянский соболь. Общий тон меха темнокоричневатобурый, к которому, разрежая его, примешивается, внося некоторую двухцветность, бледнотемноватопалевая подпушь; г) Martes zibellina princeps Birula, баргузинский соболь. Окраска темночернобурая. Подшерсток темный, серо-голубоватобурый у основания и более буроватый на конце; д) Martes zibellina kamtshadalica Birula—камчатский соболь. Окраска не интенсивная, темнобурая. Подпушь палево-желто-серая; е) Martes zibellina sahalinensis Ognev—сахалинский соболь. Окраска близка к таковой у камчатского соболя, но рыжее и светлее.

Эти «типичные» окраски подвидов представляют собой не что иное, как окраску модальных классов, вариационных рядов каждого подвида. Однако подвиды характеризуются не только своими типичными окрасками, но и пределами, размахом вариации окраски, частотой различных отклонений и т. п.; поэтому типичные окраски проф. Огнева дают довольно не полное представление о географической изменчивости нормальной окраски соболя. Гораздо более полное представление о ней дает таблица, составленная сотрудником Всесоюзного научно-исследовательского института пушного хозяйства и охотоведения (ВНИПО) т. Машковым на основании актов Московского холодильника Союззаготпушнины за три года (1931—1933) (11). В практике пушного дела сложилось деление соболей на так называемые «кряжи». В основу этого деления кладется происхождение из одного района, характер волосяного покрова и способ съемки и правки шкурки. Шкурки каждого кряжа сортируются на головку—самых темных соболей, подголовку—более светлых, средних—воротовых и самых светлых—меховых. В таблицу Машкова сведены проценты разных цветовых сортов по разным кряжам [1].

Таблица 2

№ п/п	Кряж	% головки	% подголовки	% воротовых	% меховых	Количество шкурок
1	Тобольский	0,14	0,11	39,68	60,06	8 650
2	Енисейский	1,46	5,59	56,80	36,51	6 992
3	Алтайский	7,77	17,16	58,34	18,73	747
4	Минусинский	2,52	9,86	58,07	29,46	1 626
5	Монгольский	6,38	11,88	62,88	19,82	1 170
6	Прибайкальский	4,83	15,44	61,78	17,59	3 622
7	Баргузинский	46,80	41,14	12,06	0,00	141
8	Витимский	13,76	45,13	38,40	2,80	534
9	Якутский	21,07	32,00	42,13	4,80	357
10	Амурский	2,41	14,27	66,85	16,75	2 278
11	Сахалинский	0,14	3,60	59,39	36,87	1 394
12	Камчатский	2,24	13,79	76,40	7,66	5 935

По соотношению цветовых сортов кряжи можно разбить на несколько групп:

а) Тобольский кряж—с преобладанием меховых соболей.

б) Алтайский, минусинский, монгольский, прибайкальский и амурский кряжи. Преобладание воротового соболя (от 62,88 до 58,07%).

[1] Эта таблица приводится в книге Е. Д. Ильиной, «Основа генетики и селекции пушных зверей».

в) Енисейский кряж, занимающий промежуточное положение между предыдущей группой кряжей и тобольским кряжем. Преобладание воротовых, но очень много и меховых.

г) Кряжи баргузинский, витимский, якутский. С преобладанием головки и подголовки.

д) Сахалинский кряж. С преобладанием меховых и воротовых соболей.

е) Камчатский кряж. С очень своеобразным распределением цветовых сортов. Громадный (76,40) процент воротовых при ничтожных сравнительно с другими кряжами процентах других сортов.

Если оставить в стороне камчатский кряж, то картина географической изменчивости соболя в общих чертах представляется в следующем виде: на северо-восточном берегу озера Байкал имеется центр черной окраски, по мере удаления от которого на восток и на запад наступает постепенное посветление соболя.

Из табл. 2 видно, что окраска внутри отдельных кряжей [а, как указывает проф. С. И. Огнев (16), между подвидами и кряжами существует довольно большое совпадение] сильно вариирует. Не зависит ли это от того, что сами кряжи и подвиды представляют собой нечто сложное, некоторые агрегаты? Действительно, в литературе можно встретить указания, что в разных районах на территории, занимаемой одним подвидом или кряжем, соболь отличается по окраске. Так, проф. Крашенинников (1786) (10) сообщает, что на Камчатке самые плохие (т. е. светлые. А. П.) соболи живут на мысе Лопатка, а тигинские и укинские соболи самые хорошие (т. е. темные. А. П). Батурин (1926) (2) пишет, что на северо-восточном побережье озера Байкал (Баргузин) в южной части района по речкам Большой и Малой Черемшан и по речке Кудалды водятся почти исключительно темные соболи, а по реке Сосновке и севернее ее соболь не так темен. Охотовед Ю. Салмин сообщил нам следующие факты, установленные им на основании просмотра шкурок на Владивостокской базе Союззаготпушнины: на Дальнем Востоке (т. е. в области, занимаемой одним амурским кряжем), в Биро-Биджане, в бассейне реки Сучана и в бассейне реки Вангоу водятся самые светлые соболи. В районах реки Гарина, озера Большой Оджал и озера Кизи водятся соболи со средней окраской. Сравнительно темные соболи обитают на горе «Синей». Наконец, самые темные шкурки приходят из бассейнов рек Кура, Урми и Тырмы.

В литературе имеются также указания, что окраска соболя связана с высотой его местообитания и с характером лесных насаждений. Брандт (1855) (4) делил соболей на темных горных (Mustela zibellina var. rupestris), более светлых—лесных (Mustela zibellina var. sylvestris) и совсем светлых—тундряков (латинского названия Брандт для них не дает). О том, что горные соболи темнее равнинных, сообщает для Урала Белоусов (1915) (3), а для Саянских гор—Соловьев и Белоусов (1920) (19).

Относительно связи окраски соболя и характера лесных насаждений один из старых авторов проф. Крашенинников (1786) (10) пишет: «Еще и сие от промышленных людей утверждается, что во всех тех местах худые (в смысле окраски. А. П.) соболи бывают, в которых растет кедровник, пихтовник и ельник, а хорошие соболи бывают, где листвяк (т. е. лиственница. А. П.) растет. Однакож бывают хорошие соболи и в таких местах, в которых между листвяком ельник и березник находится, ежели правда, что объявляют промышленные, которые по впадающей в Уд Мане-речке неоднократно бывали».

Если окраска соболя является таким сильно вариирующим признаком, то встает вопрос, какую роль в этой изменчивости играют

непосредственные воздействия внешней среды и какую—генотипические различия, т. е. в какой степени она является ненаследственной, в какой наследственной.

Существует мнение, что окраска соболя определяется непосредственным воздействием температурных условий. Батурин (1926) (2) высказывает взгляд, что темная окраска баргузинских соболей (и не только соболей, а и других млекопитающих северо-восточного побережья Байкала) зависит от сильного охлаждающего действия водного пространства Байкала. Мантейфель (1934) (19) пишет: «Там, где нет суровых климатических условий (сопровождающих линьку соболя)... нет и черных соболей. На Дальнем Востоке ... в период линьки соболей нередко дуют теплые, неблагоприятствующие образованию темного меха ветры. Дальневосточный соболь не имеет столь темной шкурки, характерной для баргузинских, витимских, многих камчатских и встречающейся в некоторых высокогорных частях у алтайских соболей».

Эти взгляды нам кажутся неправильными хотя бы потому, что жиганские, вилюйские и особенно белесые колымские соболи значительно светлее якутских и баргузинских (Сабанеев, 1874) (16) [1], хотя и обитают в гораздо более суровом климате, чем последние (ближе к полюсу холода); кроме того, в Московском зоопарке содержатся два темных баргузинских самца «Енисей» и «Удин», которые, несмотря на то, что уже более десятка лет живут в температурных условиях, резко отличных от баргузинских, не посветлели. Несомненно, однако, что температурные условия влияют на окраску соболей и это влияние сказывается гораздо сильнее на соболях светлых, чем на соболях темных. В Московском зоопарке от светлого енисейского (Канского) самца «Хромого» и светлой уральской самки «Кривой зуб» было получено несколько пометов. Один из них (1929) содержался в вольере, стоящей под тенью больших деревьев, а другой (1930)—в вольере на солнцепеке. В результате первый помет оказался темнее второго, хотя оба они довольно светлые. Эти факты можно объяснить тем, что высокая температура тормозит образование пигментов в волосах соболя, хотя здесь могли влиять и другие факторы.

Для более точного выяснения влияния температуры на окраску соболя в Московском зоопарке были поставлены следующие опыты: зимой 1931/32 г. членом кружка юных биологов Зоопарка (КЮБЗ) т. Костецкой у светлой уральской самки «Муськи» был выщипан на боку участок шерсти; волосы, выросшие вместо выщипанных, оказались темнее. Летом 1932 г. совместно с Институтом искусственного климата поставлен другой опыт, проходивший под наблюдением членов КЮБЗ М. Круминой и Г. Пустоваловой. Светлый уральский гибридный соболь самец «Красный» был посажен в камеру холодильника, где температура колебалась от —12,5° до +3,2°. Контрольный—родной брат самца «Красного» из того же помета — самец «Рыжий» содержался в клетке в Зоопарке. Опыт продолжался с перерывами все лето 1932 г. и начало осени и до конца доведен не был. Результаты его очень нечеткие: «Красный» потемнел и на его спине появился темный «ремень», которого нет у «Рыжего», но это потемнение все же незначительно (см. также Мантейфель, 1934) (13). Если низкая температура вызывает некоторое потемнение, а высокая—некоторое посветление окраски соболя, все же едва ли ее действие можно признать особенно сильным. Во всяком случае нельзя низкой температурой превратить светлого уральского или енисей-

[1] Это указание Сабанеева относительно жиганских соболей подтверждает охотовед Н. Ча, лично видевший их.

ского соболя в темный баргузинский цвет и, наоборот, высокой температурой заставить баргузинского соболя стать таким же светлым, как уральский или енисейский.

Относительно прямого влияния других факторов нет никаких данных. Однако вряд ли эти влияния могут быть особенно сильными. Пойманные на воле и содержащиеся в Московском зоопарке и Пушкинском зверосовхозе соболи не изменили существенно своей окраски, хотя условия кормления, освещения, влажности и т. п. там совершенно непохожи на условия сибирской тайги.

Что разные типы нормальных окрасок соболей могут наследоваться, предполагалось уже давно. Так, Сабанеев в 1874 г. (16) писал, что у соболя «. . . цвет шерсти передается по наследству, а потому в одном помете от разношерстных родителей встречаются и разношерстные соболята», т. е. Сабанеев наблюдал явление расщепления. Впервые в литературе вопрос о наследовании нормальной окраски у соболя специально трактуется в небольшой статье проф. П. А. Мантейфеля «О гибридизации соболей» (1933) (12). В ней сообщается о получении в Московском зоопарке темных гибридов от скрещивания темного баргузинского самца «Енисея» с двумя светлыми уральскими самками «Кривым зубом» и «Муськой» и на основании этого факта утверждается, что темная окраска у соболя доминирует над светлой. С тех пор, однако, накопились новые данные, поставившие это утверждение под большое сомнение. Во-первых, по 1936 г. включительно от вышеупомянутых «Енисея и самок «Кривой зуб» и «Муськи», а также от «Енисея» и от уральской гибридной самки «Белянки», самой светлой из самок Московского зоопарка, был получен в общей сложности 21 потомок (достигший взрослого наряда). Среди них оказалось 11 темных (таких, как отец или немного светлее), 9 средних (значительно светлее отца, но темнее матери) и 1 совсем светлый (как мать) (см. родословную № 2 и табл. 3). Хотя мы и делили потомков «Енисея» на светлых, средних и темных, но они скорее представляют собой непрерывный ряд со всеми переходами от самых светлых до самых темных, чем три ясно выраженных класса.

Таблица 3. Потомки темного самца «Енисея»

Кличка самки	Темные		Средние		Светлые		Всего	
	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы
«Кривой зуб»	1	5	2	1	—	—	3	6
«Муська»	3	1	2	—	—	—	5	1
«Белянка»	—	1	2	2	—	1	2	4
Итого . . .	4	7	6	8	—	1	10	11
	11		9		1		21	

Во-вторых, в том же Московском зоопарке в 1933 г. был случай рождения соболя (самец «Сынок»), взрослый наряд которого оказался довольно темным, хотя родители его (самец «Ачинский» и самка «Галочка») были оба светлые (см. родословную № 2). О рождении детей значительно более темных, чем их родители, в Баргузинском заповеднике сообщает также (в письме) З. Ф. Сватош.

Подобные факты объясняются тем, что, являясь типичным количественным признаком, зависящим, вероятно, от большого числа генов, нормальная окраска соболя ведет себя в наследовании так же, как и большинство других количественных признаков, давая сложные и запутанные расщепления, на которые накладывается паратипическая изменчивость. Полигенная природа нормальной окраски соболя особенно ясно видна из табл. 4, в которую сведены описания потомства, родившегося в 1933 г. от скрещивания разных соболей на Пушкинском зверосовхозе, составленные зоотехником А. Т. Портновой и Е. Д. Ильиной (9). Соболи описывались в зимнем наряде и делились на темных, светлых и средних.

Таблица 4

Тип скрещивания	Количество пар	Количество потомков		
		темных	средних	светлых
Темный×темный	5	9	2	
Темный×средний	7	6	9	
Средний×средний	4	2	7	1
Средний×светлый	4	1	4	3
Светлый×светлый	2	—	1	3
Всего...	22	18	23	7

Из табл. 4 видно, что от двух средних родителей родятся и светлые, и темные дети. Темные потомки появлялись даже от скрещиваний средних со светлыми. Эти результаты совершенно не могут быть уложены в моногибридную схему. Сходную картину дают и данные зоотехника Г. Шереметьевского по скрещиваниям соболей на Александровском зверосовхозе. Здесь соболи делились на головку, подголовку и т. д. (см. выше).

I. Родители: самка 158 темная воротовая (енисейская)
самец 167 подголовок низкий (енисейский)

Потомки: самец 339 меховой, самка 476 темная воротовая,
самка 478 темная воротовая

II. Родители: самка 208 головка высокая (енисейская)
самец 67 темный воротовый (камчатский)
самец 329 нормальный воротовый, самка 460 подголовок высокий

Потомки: самка 462 головка нормальная, самка 464 подголовок нормальный
самка 64 нормальная воротовая (енисейская)

III. Родители: самец 35 головка нормальная (амурский)

Потомки: самка 470 меховая, самка 468 нормальная воротовая

Все это, как говорилось выше, относится к зимнему взрослому наряду соболя. Однако этот наряд формируется постепенно, в несколько фаз. Не может ли изучение развития окраски соболя служить одним из путей ее генетического анализа? Небольшие и довольно несистематические наблюдения над соболями Московского зоопарка говорят, что, вероятно, такая возможность есть. Потомки светлых родителей отличаются от потомков темных родителей (точнее, от потомков от скрещивания темного самца со светлыми самками, ибо об окраске новорожденных соболят от двух темных родителей нам ничего неизвестно) уже на последних стадиях эмбрионального развития: первые родятся с непигментированной кожей и покрыты беле-

сыми волосками [1], вторые же родятся с пигментированной кожей и с темными, аспидносерыми волосками, довольно густо покрывающими все тело, кроме хвоста, лапок, горла и щек, где эти волоски сидят редко и потому эти части тела кажутся более светлыми [2].

В дальнейшем и те, и другие начинают темнеть, но это потемнение идет с разной скоростью и достигает разных пределов. Так, темные урало-баргузинские гибриды уже на 16-й день от рождения имеют темнобурую, почти черную окраску, которая в дальнейшем за весь гнездовой период существенно как будто не изменяется, а соболята от светлых родителей (гибриды урало-енисейского западносаянские от самочки «Галочки» и самца «Ачинского») даже на 22-й день имеют светлый мышиносерый цвет. Наибольшего потемнения соболята от светлых родителей достигают, вероятно, к моменту прозревания (36-й день от рождения), когда они имеют тусклогрязноватокоричневый цвет.

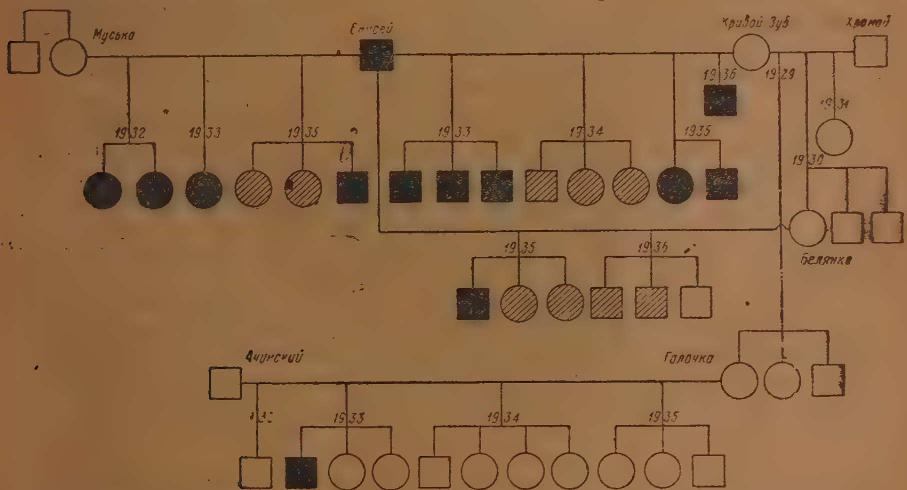


Рис. 2. Родословная № 2. Наследование окраски у соболей Московского зоопарка
Fig. 2. The colour inheritance in the sables of the Moscow Zoological Garden

После того как соболята прозревают и начинают выходить из гнезда, происходит некоторое посветление их окраски и, кроме того, в ней появляются желтые тона, которых нет за весь гнездовой период. За все время с того момента, как маленькие соболята отнимаются от матери (с начала июня) до начала осенней линьки (середина августа), у соболят устанавливается более или менее неизменная летняя ювенильная окраска. Эта окраска гораздо темнее и вместе с тем гораздо меньше изменчива, чем зимняя взрослая. Так, все соболята, родившиеся в Московском зоопарке от темного баргузинского самца «Енисей» и светлых самок «Кривой зуб», «Муська» и «Белянка», имели в это время совершенно одинаковый темнобурый цвет и среди них не наблюдалось тех различий, которые проявлялись позднее. Такими же однотипными были в этом возрасте и дети самца «Ачинского» и самки «Галочки».

---

[1] Такой вид имели соболята, извлеченные из павшей 11.IV.1933 в Московском зоопарке, покрытой в тайге западносаянской самки, а также, как сообщил нам А. Н. Формозов, родившиеся в 1928 г. в питомнике на Шантарских островах и загрызенные матерью.

[2] Такой вид имел мертворожденный соболенок, родившийся в 1932 г. в Московском зоопарке от светлой самки «Муськи» и темного баргузинского самца «Енисея» (см. Мантейфель, «Соболь», 1934).

В конце августа начинается вылинивание летней и интенсивное отрастание длинной зимней шерсти и к ноябрю соболь надевает зимний наряд. Посветление в связи с осенней линькой у разных соболей доходит до разных пределов. У одних оно незначительно, другие же светлеют очень сильно. Это приводит к тому, что изменчивость окраски увеличивается, а различия между потомками от темных и светлых соболей сглаживаются.

Причиной этого явления, по нашему мнению, являются особые гены, действующие только на зимневзрослый наряд, но не влияющие на летне-ювенильную окраску. В доказательство можно привести следующие два факта: в 1935 г. от уральской самки «Муськи» и баргузинского самца «Енисея» (о которых уже неоднократно упоминалось) родилось две самки и один самец. Этот самец («Рябик») зимой 1935/36 и 1936/37 гг. имел темный мех, сходный с мехом его отца, тогда как обе его сестры («Машка» и «Звездочка») имели гораздо более светлый тон и только потому, что они все же были несколько темнее своей матери, они были описаны как средние. Второй случай еще более доказателен, так как тут все животные одного пола. В 1936 г. от урало-енисейской гибридной самки «Белянки» и баргузинского самца «Енисея» родились три самца. Все они долгое время содержались в одной клетке, потом два из них «Темный» и «Светлый» содержались в соседних отделениях одной большой вольеры. Уже в начале сентября 1936 г. самец «Светлый» оказался гораздо светлее своих двух братьев «Темного» и «Белой перчатки». Его зимний мех был таким же, как и у его матери,—светложелтым с легким побурением на спине, на ногах, на хвосте, ушах и на животе, несмотря на то, что его летне-ювенильная окраска была очень темной, как у всех потомков «Енисея». В обоих этих случаях (особенно в последнем) едва ли имело место какое-нибудь внешнее воздействие, которое вызвало бы различия соболей-братьев из одного помета по окраске, а следовательно, их различия следует отнести на счет генетического расщепления.

IV. СЕДИНА

Почти у каждого соболя можно найти на шкурке остевые волосы, совершенно лишенные пигмента. Количество их сильно вариирует от одного-двух до того, что на шкурке нельзя отыскать участки, где бы не росло седых волос.

Так как седина подвержена количественным изменениям, то перед нами встала задача создать некоторую классификацию этого признака, чтобы быть объективным в его описании.

Изучая изменчивость седины у соболя, удалось заметить, что на его шкурке имеются участки, на которых серые волосы всегда есть, и участки, на которых они всегда отсутствуют. При этом наблюдается такая последовательность поседения: > грудь, > передние ноги, < бока брюха, > задние ноги, > корень хвоста, > крестец, > область между лопатками, > затылок, > середина спины, > бока, > кончик хвоста; т. е. если соболь имеет седые волосы между лопатками, то значит он будет иметь седину на груди, на передних ногах, на брюхе, на задних ногах и на крестце, но совершенно не обязательно — седину по середине спины, и коль скоро он будет иметь седину по середине спины, значит у него будет седина и между лопатками.

Основываясь на этой закономерности, была составлена таблица, в которой соболи по степени поседения были разбиты на шесть классов (табл. 5) (рис. 3).

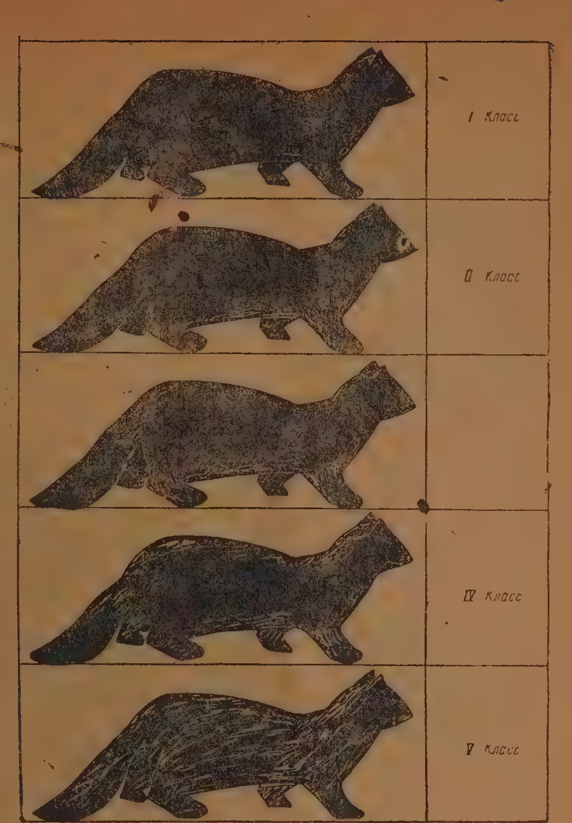


Рис. 3. Различные степени седины у соболя

Fig. 3. Different degrees of gray-hairing in sables

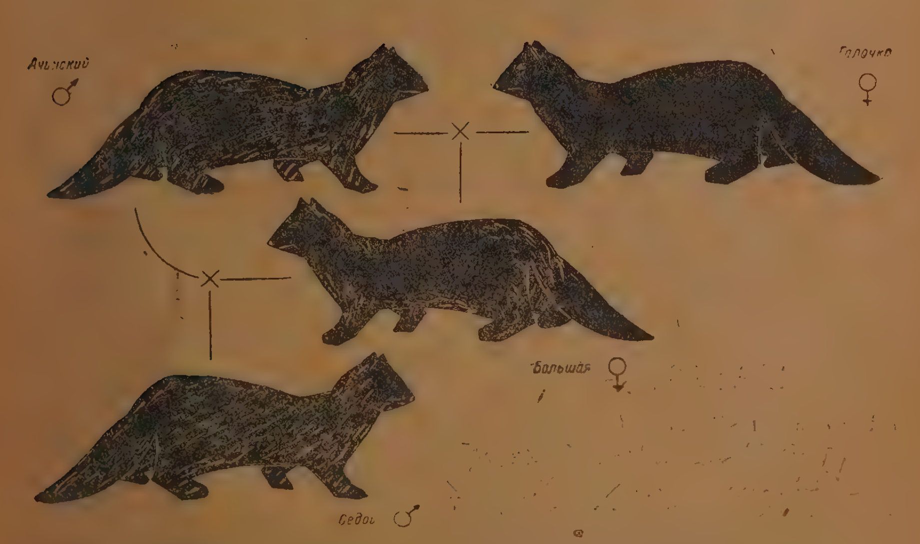


Рис. 4. Наследование седины у соболей Московского зоопарка. Все 10 братьев и сестер этой самки имеют такую же степень седины

Fig. 4. The inheritance of the gray-hairing in the sables of the Moscow Zoological Garden.

Таблица 5

0 класс — полное отсутствие седины.
I » — отдельные седые волосы.
II » — седые волосы расположены главным образом по ногам и по брюху; их нет или очень мало на спине или на хвосте.
III » — седые волосы расположены по ногам, брюху, корню хвоста и между лопатками; их нет или очень мало по середине спины или на боках.
IV » — седые волосы есть на ногах, на брюхе, между лопатками, у корня хвоста и идут полосой по спине; их нет или очень мало на боках.
V » — седые волосы встречаются по всей шкурке.

Этот признак, так же как и окраска, подвержен сильной географической изменчивости. Об этом свидетельствуют данные т. Машкова по проценту сильно седых (V—IV класс) соболей в разных кряжах (таблица составлена по актам экспортной сортировки Московского холодильника Союззаготпушнины за 1931 г). (табл. 6).

Таблица 6

Кряж	% седых	Общее количество шкурок
Енисейский	8,45	3 463
Алтайский	1,37	291
Минусинский	6,83	791
Монгольский	4,69	490
Прибайкальский	13,12	1 250
Баргузинский	6,93	101
Витимский	8,12	271
Якутский	12,19	388
Амурский	30,75	642
Сахалинский	17,56	575
Камчатский	9,59	2 433

Эти цифры показывают, что на Амуре существует «центр» седины, по мере удаления от которого процент седых соболей постепенно падает.

Материалы по наследованию седины, имеющиеся в нашем распоряжении, состоят из двух скрещиваний (см. родословную № 3). Начиная с 1933 г., в Московском зоопарке от сильно седого (V класс седины) западносаянского самца «Ачинского» и урало-енисейской гибридной самки «Галочки», имевшей немного отдельных седых волос (I класс седины), было получено 11 потомков (достигших взрослого наряда). Все они имели седину III класса. В 1936 г. самец «Ачинский» был скрещен с одной из своих дочерей от «Галочки», самкой «Большой». «Большая» родила двух детенышей. Один из них пал в довольно раннем возрасте, но даже на 40-м дне своей жизни имел много седых волос. Его брат, перелинявший из летне-ювенильного наряда в зимне-взрослый, имел седину V класса. У него этот признак выражен даже сильнее, чем у «Ачинского».

На основании этих, хотя бы и скудных, данных все же можно сделать два вывода: 1) седина является наследственным признаком, 2) седина является неполно доминирующим признаком.

Интересно, что седина не дает сильной возрастной изменчивости. Так, и годовалые, и двугодовалые, и трехгодовалые (половозрелые) дети «Ачинского» и «Галочки» имеют одинаковую степень поседения. Сильное поседение может быть у соболя и на первом году его жизни, примером чего может служить «Седой». Седые ости появляются у соболенка вскоре после прозревания (на 36-й день).

V. ГОРЛОВОЕ ПЯТНО

Под горловым пятном у соболя понимают, собственно говоря, наличие двух совершенно различных признаков: диффузного горлового пятна и ограниченного горлового пятна. Диффузно-расплывчатое горловое пятно представляет собой общее посветление груди и горла, постепенно без резких граней, переходящее в более темные тона плеч, шеи, подбородка и брюха. Такой тип пятна встречается у всех неравномерно окрашенных соболей, у которых эта часть шкурки всегда светлее других частей. Ограниченное горловое пятно представляет собой настоящую пегость, т. е. участок кожи, резко ограниченный от других участков, на котором растут волосы, или вообще неокрашенные, или окрашенные в желтый цвет. Нормально окрашенные волосы встречаются на ограниченном горловом пятне, как на всякой пегости, только в виде островков. Окраска ограниченного горлового пятна варьирует от чисто белой до оранжевой и даже бурой. Ограниченное горловое пятно появляется у соболенка



Рис. 5. *а*—распределение начальных точек депигментации на горле у соболя; *б* — различные типы ограниченных горловых пятен

Fig. 5, *a*—the distribution of the initial points of depigmentation on the throat of sable; *b*—different types of the sable sharply-outlined throat patches

на второй неделе его существования как участок непигментированной кожи, на котором растут непигментированные волоски.

Ограниченное и диффузно расплывчатое горловое пятно может присутствовать у одного зверя вместе или он может обладать только одним из этих двух типов горлового пятна или быть вовсе лишенным пятна, но ни то, ни другое, ни третье не может считаться аберрацией.

Очертания и размеры ограниченного горлового пятна при первом взгляде кажутся чем-то совершенно беспорядочно изменчивым, но при сравнении большого количества (около 60) зарисовок его стало ясно, что оно изменяется с некоторой закономерностью. Существуют некоторые определенные направления, по которым оно как бы «растекается». Эта закономерность может быть обусловлена тем, что есть некоторые начальные точки депигментации (Ильин, 1928) (8), с которых начинается образование горлового пятна.

Из сравнения рисунков горловых пятен удалось установить следующие три начальные точки депигментации (рис. 5): 1) на самой середине горла, 2) на ключицах, парная (соответствующая ранее описанным Ильиным у разных животных, и, между прочим, у каменной куницы Martes foina клавикулярным), 3) по обеим сторонам груди, парная (соответствующая описанной Ильиным у многих животных, пекторальной).

Конечно, кроме описанных трех начальных точек депигментации, у соболя должны существовать и другие, но наш материал еще недостаточен для установления их.

Наблюдения над изменчивостью ограниченных горловых пятен позволили разделить их на следующие 4 класса (рис. 5):

I. Пятно в виде полоски, вилочки или маленького пятнышка.

II. Пятно в виде группы разрозненных мелких пятен.

III. Пятно в виде «звезды».

IV. Пятно в виде «нагрудника», по типу приближающееся к пятну лесной куницы Martes martes.

Географическая изменчивость этого признака изучена еще очень слабо, однако она несомненно существует. Из литературных данных известно, что тобольские и уральские соболи имеют главным образом диффузно расплывчатые пятна, а баргузинские—маленькие, ограниченные.

До некоторой степени географическую изменчивость ограниченного горлового пятна может характеризовать таблица, составленная по случайным выборкам из партий разных кряжей, просмотренных нами совместно со студенткой Института пушного звероводства М. Э. Зейдель на холодильнике Союззаготпушнины, а также по описаниям некоторых соболей с Пушкинского зверосовхоза (табл. 7).

Таблица 7

Кряж	Отсутствие ограниченного горлового пятна	Ограниченные горловые пятна				Общее количество соболей	Процент соболей с ограниченным горловым пятном
		I класс	II класс	III класс	IV класс		
Тобольский	38	2	3	2	0	45	15,5 ± 4,4
Енисейский	53	2	4	16	17	92	42,4 ± 5,5
Алтайский	2	0	4	2	0	8	75,0 ± 15,4
Монгольский	6	1	1	4	0	12	50,0 ± 14,4
Баргузинский	6	3	3	3	4	19	68,4 ± 10,7
Амурский	1	1	3	4	6	15	93,5 ± 6,5

Хотя количество просмотренных соболей мало и статистические ошибки велики, но все же намечается повышение процента соболей с ограниченным горловым пятном по направлению с запада на восток. В дополнение к этой таблице дается таблица отношений разницы между процентами соболей с ограниченным пятном по разным кряжам к ошибке разницы (рацио) (табл. 8).

Таблица 8

Кряж	Тобольский	Енисейский	Алтайский	Монгольский	Баргузинский	Амурский
Тобольский	—	3,86	3,72	2,28	4,50	10,03
Енисейский	3,86	—	1,92	0,50	2,16	5,96
Алтайский	3,72	1,92	—	1,18	0,36	1,11
Монгольский	2,28	0,50	1,18	—	1,03	2,75
Баргузинский	4,50	2,16	0,36	1,03	—	2,00
Амурский	10,03	5,96	1,11	2,75	2,00	—

Е. Д. Ильина (1935) (9) утверждает, что ограниченное горловое пятно у соболя является доминантным признаком; в доказательство этого она приводит следующие данные по Пушкинскому зверосовхозу (табл. 9).

Таблица 9

Тип скрещивания	Число пар	Потомки: с ограниченным горловым пятном	Потомки: без пятна
Оба родителя с ограниченным пятном	13	26	4
Один родился с пятном, другой без пятна	7	10	5
Оба родились без ограниченного пятна	2	1	5

Появление детеныша с ограниченным горловым пятном от двух родителей без пятна Ильина относит за счет ошибки описания, которое производилось зимой 1933/34 г., когда ограниченное горловое пятно могло затеряться в длинной зимней шерсти, особенно если оно маленькое. Возбуждает сомнение правильность и других описаний. В Московском зоопарке не было случая рождения соболей с ограниченным горловым пятном от родителей без ограниченных пятен, не было и случаев рождения соболей без ограниченного горлового пятна от родителей с пятном.

Скрещивания соболей с ограниченным горловым пятном с соболями без пятна дали расщепление на 11 без пятна и 11 с ограниченным горловым пятном (табл. 10 и родословная рис. 6).

Таблица 10

Тип скрещивания	Родители	Потомки без пятна		Потомки с ограниченным пятном		Всего
		самки	самцы	самки	самцы	
Оба родителя без ограниченного горлового пятна	♂ Хромой × ♀ Кривой зуб	4	3			7
	♂ Ачинский × ♀ Галочка	9	7			16
	♂ Ачинский × ♀ Большая	—	2			2
	Итого	13	12			25
Отец с ограниченным пятном, мать без пятна	♂ Енисей × ♀ Кривой зуб	3	5	—	4	12
	♂ Енисей × ♀ Белянка	1	1	1	4	7
	Итого	4	6	1	8	19
Отец без ограниченного пятна, мать с пятном	♂ Задира × ♀ Пятнышко	1	—	1	1	3
Всего потомков по скрещиваниям, в которых один из родителей с пятном, другой без ограниченного пятна		5	6	2	9	22
Оба родителя с ограниченным пятном	♂ Енисей × ♀ Муська			5	1	6

Если эти данные не могут ни подтвердить, ни опровергнуть утверждаемое Ильиной, то все же на их основании можно сделать

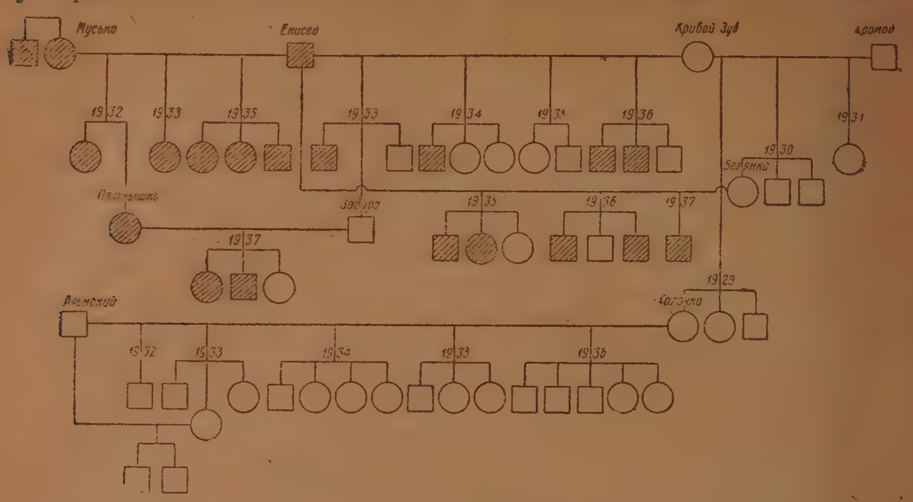


Рис. 6. Родословная № 4. Наследование ограниченного горлового пятна у соболей Московского зоопарка

Fig. 6. Pedigree No. 4. The inheritance of the sharply-outlined throat patches in the sables of the Moscow Zoological Garqen

один важный вывод: расщепление на 11 без пятен и 11 с ограниченным горловым пятном, т. е. в отношении 1 : 1, указывает на то, что этот признак определяется одним геном.



Рис. 7. Потомство от скрещивания соболей с двумя крайними типами ограниченных горловых пятен

Если ограниченное горловое пятно действительно доминантный признак, то очевидно, что у гетерозиготов оно бывает более слабо выражено, чем у гомозиготов, так ни у одного из обладающих ограниченным горловым пятном потомков самца «Енисея» (пятно в виде

маленькой вилочки) и самок без ограниченного горлового пятна («Кривого зуба» и «Белянки»), а также и у потомков от самки «Пятнышка» (пятно типа «звезды») и самца без ограниченного горлового пятна «Задиры», нет пятна «нагрудинка», хотя у некоторых есть пятна «звезды», а все они и их родители с ограниченным горловым пятном должны быть заведомыми гетерозиготами. Среди 6 потомков «Енисея» и уральской самки «Муськи», обладающей очень большим горловым пятном (очевидно, она гомозиготна по этому признаку), 3 с пятнами «нагрудниками» и 3—со «звездами» (рис. 7). Вероятно, первые являются гомозиготами, а вторые гетерозиготами по гену ограниченного горлового пятна; среди последних находится и самка «Пятнышко».

VI. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В предыдущих главах показано, что изменчивость соболя по нормальной окраске, седине и ограниченному горловому пятну является в основном генотипической; показана также наследуемость двух аберрантных признаков: пеголапости и пегоголовости. Что касается других аберраций, то сейчас, правда, нет убедительных доказательств их наследственной обусловленности у соболей, однако в пределах семейства куньих (Mustelidae) установлено, что у хорьков (Putorios furo и гибриды Putorios putorios × Putorios furo) альбинизм и хромизм определяются рецессивными генами (Pitt, 1921/15).

Ровная темная окраска соболя является хозяйственно полезным признаком, так как темная шкурка ценится дороже, тогда как наличие седины или горлового пятна снижает ее ценность. Сложный характер наследования окраски соболя, конечно, должен усложнить и селекцию по этому признаку. Подобную селекцию, вероятно, придется проводить в недалеком будущем, так так темные баргузинские соболи при всех своих хороших меховых качествах имеют все же сравнительно небольшой размер и может быть, чтобы увеличить размер шкурки, понадобится метизировать их со светлыми, но более крупными уральскими или камчатскими соболями. Предварительный генетический анализ окраски мог бы очень помочь такой работе. Доминантность (неполная) седины и простой способ наследования ограниченного горлового пятна позволяют селекционеру быстро избавиться от этих хозяйственно вредных признаков.

Если изменчивость окраски и расцветки соболя обусловлена генотипическими различиями, то, следовательно, эти признаки могут подвергаться воздействию естественного отбора и генетико-автоматических процессов (Дубинин и Ромашов, 1932). Последним в соболиных популяциях принадлежит особая роль.

Во-первых, согласно наблюдениям Соловьева (1920) (19) в Саянских горах и Дулькейта (1929) (7) на острове Большой Шантар, каждый соболь (по крайней мере зимой) консервативно придерживается своего очень ограниченного района. Из него соболь мигрирует или периодически—летом в горы, зимой—в долины, что имеет место на Камчатке (Слюнин, 1900) (17) и на Урале (Белоусов, 1915) (3), причем эти перекочевки не превышают 30—50 км, или в результате стихийных бедствий—больших лесных пожаров, что бывает не так часто. Эти перекочевки едва ли способны вызвать большие пертурбации в генофондах популяций соболей. Во-вторых, соболь имеет разорванный ареал. В-третьих, в настоящее время он сильно истреблен и сохранился только в глухих и трудно доступных районах. Высокая ценность шкурки в течение нескольких столетий, со времени завоевания Сибири русскими заставляла охотников интенсивно преследовать соболя. Хищническая охота привела к быстрому падению его

количества. Так, в начале XIX века добывалось более 100 тысяч соболей в год, в начале XX века количество добываемого соболя сократилось до 50—60 тыс., а около 1917 г. добывалось не более 15 000 штук (Гептнер, 1932) (5).

Эти три момента ведут к острому протеканию генетико-автоматических процессов в популяциях соболя. Насколько велика их интенсивность, показывает следующий факт. На острове Большой Шантар в 1920/21 г. большинство соболей было истреблено, и местные охотники оставили «на разводку» только 22 пары (см. «Соболиный промысел по отдельным районам СССР»—сводка в журнале «Пушное дело», № 9 за 1929 г.) (18). Сейчас соболиное население острова Большой Шантар исчисляется уже несколькими сотнями; следовательно, все их гены—это гены тех 22 пар. Как должны быть сильны те изменения, которые произошли после этого в генфонде шантарской популяции! Они сказались в том, что соболь на Шантарских островах стал светлее (Дулькейт, 1929) (7).

Надо надеяться, что генетический анализ соболя создаст научную основу селекции этого ценного пушного зверька, обитающего только на территории нашей родины, а также, что применение методов геногеографии вместе с обычными методами зоогеографии и систематики сможет дать нам ясное представление об истории этого вида.

VII. ВЫВОДЫ

1. У соболя существуют следующие аберрантные окраски и расцветки: альбинизм, акромеланизм, хромизм, пегости (пеголапость, пегохвостость, пегоголовость, пежины на животе и пежины по обеим сторонам крестца) и подпал. Установлено, что пеголапость и белый кончик хвоста имеют идентичную генетическую природу и зависят от рецессивного гена, который или не полно проявляется, или обладает способностью проявляться у гетерозиготов. Появление пегоголовых соболей на острове Феклистова обусловлено, вероятно, выщеплением рецессивного гена, по которому минимум 2 из 17 соболей, завезенных на этот остров с острова Большой Шантар, должны быть гетерозиготны.

2. Нормальная окраска соболя варьирует непрерывно от светло-песчаной до угольночерной; она слагается из следующих трех элементов: окраски верхушек пуха, интенсивности окраски остевых волос и распределения интенсивно пигментированных остей.

Изменчивость окраски соболя в основном—изменчивость генотипическая. Нормальная окраска является типично количественным признаком, зависящим от многих генов и дающим сложные и запутанные расщепления.

Нормальная окраска взрослого соболя развивается постепенно в несколько фаз.

3. Наличие седых волос у соболя варьирует от двух-трех волос на шкурке до состояния, когда на ней нельзя найти места без седых волос. При изучении большого количества шкурок соболей была замечена некоторая последовательность поседений: грудь, передние лапы, живот, задние лапы, корень хвоста, крестец, область между лопатками, затылок, середина спины, бока, конец хвоста.

Середина является неполно доминирующим признаком.

4. У соболя имеются два типа горловых пятен, которые представляют собой два совершенно разных признака, могущих комбинироваться друг с другом: диффузно расплывчатые горловые пятна, ограниченное горловое пятно, являющееся настоящей пегостью; для ограниченного горлового пятна установлены три пары начальных точек депигментации.

Согласно Е. Д. Ильиной, ограниченное горловое пятно является доминантным признаком. На основании данных Московского зоопарка установлено, что этот признак определяется одним геном.

5. В связи с наклонностью соболя к оседлости, с разорванностью его ареала и его сильной истребленностью генетико-автоматические процессы должны протекать в популяциях соболя особенно остро.

В заключение автор считает своим долгом выразить глубокую благодарность акад. А. С. Серебровскому и Д. Д. Ромашову, под руководством которых проводилась эта работа, а также служительнице Зоопарка А. Н. Архиповой, помощи которой он очень обязан.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арсеньев В. К., Дорогой хищник, Владивосток, 1925.—2. Батурин и Доппельмаир, Соболиный промысел на северо-восточном побережье озера Байкал, Верхнеудинск—Ленинград, 1925.—3. Белоусов В. Н., Опыт обследования соболиного промысла в Чердынском и Верхнотурском уездах Пермской губ., изд. департ. земледелия, 1915.—4. Brandt J. F., Mém l'Académie des Sciences de Petersburg, 6 серия, II часть, том VII, 1855.—5. Гептнер В. Г., Соболь, Москва—Ленинград, Внешторгиздат, 1932.—6. Дубинин Н. П. и Ромашев Д. Д., Биол. журнал, 1932.—7. Дулькейт Д., Материалы по изучению биологии соболя и соболиного хозяйства острова Большой Шантар, Изв. Тихоокеанской научно-пром. станции, т. III, в. 3, Владивосток, 1929.—8. Ильин Н. А., Тр. лаб. Мос. зоопарка, т. 4, 1928.—9. Ильина Е. Д., Основы генетики и селекции пушных зверей, Москва, изд. Главпушнины, 1935.—10. Крашенников, Описание земли Камчатки, I, СПБ, 1786.—11. Машков, Материалы к изменчивости географического окраса соболя (не опубликовано).—12. Мантейфель П. А., Бюллетень зоопарков и зоосадов, № 6, 1933.—13. Он же, Соболь, Коиз, 1934.—14. Огнев С. И., Звери Восточной Европы и Северной Азии, т. II, 1932.—15. Pitt F., J. of genetics, Vol 11, No 2, 1921.—16. Сабанеев Л. П., Соболь и соболиный промысел, журн. «Природа», Москва, 1874.—17. Слюнин Н. В., Охотско-Камчатский край, СПБ, 1900.—18. Соболиный промысел по отдельным районам СССР (сводка), журн. «Пушное дело», № 9, Москва, 1929.—19. Соловьев Д. К. и Белоусов В. Н., Саянский охот.-пром. район, Труды экспедиции по изучению соболя, изд. Наркомзема, 1920.—20. Черкасов, Записки охотника Восточной Сибири, СПБ, 1863.

ON THE VARIABILITY AND INHERITANCE OF COLOUR AND PATTERN IN THE SABLE (MARTES ZIBELLINA L.)

A. L. Ponomarev

Laboratory of genetics, University of Moscow

The writer has investigated the variability and inheritance of colour and pattern characters in Asiatic sables (Martes Zibellina L.).

Sables of the Moscow Zoological Garden served as test animals. At the same time skins of this fur-bearer were examined both in the Zoological Museum of the Moscow State University and in the refrigerator of the Union Fur Trading Trust (Soyuzzagotpushnina).

The results obtained were as follows:

1) In the sable there exist the following aberrant colours and patterns, namely albinism, acromelanism (siamese cat-like), chromism, white spottness (on the paws, tail, head, belly and sacrum) and tan pattern.

The genetical constitution of the white paws and that of the white tip of the tail are probably identical with each other, being induced by the same recessive gene, whose manifestation may take place incompletely or in heterozygots (see pedigree 1).

The occurrence of the white-headed sables on the island Feklistov depends probably on the segregation of one recessive gene.

2) The sable's normal colour varies continuously from light sandy to coal-black. It is composed of three principal elements; the colour of the underfur tips, the colour intensity of long hairs and the distribution of

intensively pigmented long hairs. The colour of the underfur tips varies from pale yellow to dark-blue. The colour intensity of the long hairs varies from smudgy-brown to pitch-blak. The intensively pigmented long hairs may be distributed either only on the tail, paws, back, nose and the outside of the ears or over the whole body.

The general picture of the sable colour geographical variability is as follows: the north-eastern coast of the lake Baical and the Vitim and Aldan rivers constitute the centre of the dark colour. As the distance from this centre increases, the frequency of the dark coloured sables as well as the degree of their fur darkening is seen to decrease.

The colour variability in sables is in general a hereditary one.

The sable normal coloration is of a typical quantitative character which is due to a number of genes (see pedigree 2). Segregation for this character is very complicated. The normal coloration of a grown-up sable develops gradually passing through several phases.

3) The presence of gray hairs in sables varies from 2—3 hairs on the skin to such a quantity that no spot without them is to be found on the whole surface. While studying a great number of sable furs a certain sequence of graying was observed: the sternal part, the fore-paws, the belly, the hind-paws, the root of the tail, the sacrum, the interscapular region, the back of the head, the middle of the back, the sides and finally the end of the tail (see fig. 1).

Sables, in which this character is seen to reach its strongest expression occur most frequently on the Amur river.

The character of greying is an incomplete dominant one (see pedigree 3). Age affecting the above character to a very slight degree proved to be an unexpected fact.

4) The sables have two types of throat patches representing two distinct characters, apt to combine with each other or to occur quite independently, namely the diffuse throat patch and the sharply outlined one. The colour of the latter varies from white to bright orange, its patern depending on three pairs of initial points of depigmentation. The first of these pairs of points is situated in the middle of the throat, the second on the clavicles and the third on the breast (see fig. 2).

According to H. D. Ilyna the character of the sharply outlined throat patch is a dominant one. The data obtained in the Moscow Zoological Garden allow to conclude that the appearence of this character is due to one gene (see pedigree 4).

5) The inclination of the sable towards sedentary mode of life as well as the disintegration of its area and its ruthless extermination by man leading to a great decrease in the animal numbers create conditions favourable for on intensive course of the genetical-automatic processes (N. P. Doubinin and D. D. Romashof) in the population of sables.

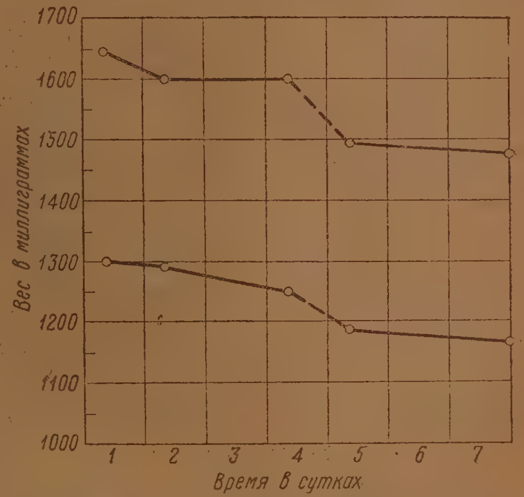
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 3

ОБ ИЗМЕНЕНИИ ВЕСА У LEANDER ADSPERSUS ВО ВРЕМЯ ЛИНЬКИ

Проф. Л. А. Зенкевич

Научно-исследовательский институт зоологии МГУ

Летом 1936 г. автору пришлось проводить ряд экспериментальных исследований по изменению веса некоторых черноморских беспозвоночных при изменении солевой концентрации воды. Работа проводилась на Севастопольской биологической станции Академии наук. Одним из объектов исследования была обычная черноморская креветка — Leander adspersus. Ракообразные являются неудобным объектом для экспериментальных исследований, требующих повторных взвешиваний. При более или менее длительном содержании креветок под экспериментом часть их линяет и ход кривой изменения веса резко нарушается.



Изменения веса двух экземпляров Leander, содержавшихся в условиях голодания 7 суток
------- изменение веса, связанное с линькой

Однако при этом попутно удалось сделать наблюдения, представляющие, возможно некоторый интерес и заслуживающие опубликования даже в том непроработанном виде, как это имеет место в данном случае. Leander adspersus при содержании в искусственных условиях очень часто претерпевает линьку и в моем материале оказалось 17 перелинявших экземпляров, взвешенных до и после линьки.

Обычно взвешивания производились поздно вечером и рано утром. Все линьки происходили ночью, таким образом нельзя сказать, сколько часов прошло после линьки до взвешивания и какие изменения веса сопутствовали самой линьке, а также периоду, непосредственно предшествовавшему и последующему за линькой.

Как общее правило, вес рачка после линьки оказывался меньше веса до линьки. Если же взять вес рачка вместе со сброшенной шкуркой, то вес оказывается бóльшим, чем вес до линьки, т. е.

$$A_1 < A \text{ и } A_1 + a > A,$$

где A — исходный вес животного, A_1 — вес его после линьки, a — вес сброшенной шкурки.

Весь наш подопытный материал содержался при условиях голодания и вследствие этого, как правило, давал понижающуюся кривую. Таким образом на нашем материале перелинявшие рачки долиночного веса в ближайшие 1—2 суток не восстанавливали. Соответственный ход кривой показан на рисунке: для леандеров, содержавшихся в нормальной черноморской воде в условиях голодания. Имевшие место изменения веса Leander, связанные с линькой, показаны в следующих 4 таблицах.

Таблица 1. Изменение веса у Leander adspersus при линьке в черноморской воде нормальной солености (18‰)

Table 1. Weight changes in Leander adspersus during the moulting process in the Black Sea water of normal salinity (18‰)

Вес животного		Дата	% потери веса во время линьки	Вес сброшенной шкурки	В % к исходному весу тела	Общий вес вместе со шкуркой	В % к исходному весу тела
до линьки	после линьки						
2 570	2 450	6.IX	4,7	400	15 6	2 850	111
980	940	8.VIII	4,0	100	10,2	1 040	106
1 390	1 210	28.VII	13	340	24,5	1 550	112
1 170	1 050	30.VII	10	290	24,8	1 340	115
580	500	27.VII	14	140	24,1	640	110
Среднее . .			9,1		19,8		110,8

Таблица 2. Изменение веса у Leander adspersus при линьке в каспийской воде нормальной солености (12,7‰)

Table 2. Weight changes in Leander adspersus during the moulting process in the Caspian Sea water of normal salinity (12.7‰)

Вес животного		Дата	% потери веса при линьке	Вес сброшенной шкурки	В % к исходному весу тела	Общий вес вместе со шкуркой	В % к исходному весу
до линьки	после линьки						
1 260	1 160	7.VIII	8,0	320	25,4	1 580	125,2
1 610	1 500	8.VIII	6,8	320	19,9	1 930	119,9
880	800	9.IX	9,1	200	22,7	1 080	122,7
Среднее . . .			8,0		22,7		122,6

Таблица 3. Изменение веса у Leander adspersus во время линьки при меняющихся соленостях в черноморской воде

Table 3. Weight changes in Leander adspersus during the moulting process in the Black Sea Water of different salinities

Вес животного		S‰	Дата	% потери веса во время линьки	Вес сброшенной шкурки	В % к исходному весу тела	Общий вес вместе со шкуркой	В % к исходному весу тела
до линьки	после линьки							
2 170	2 020	35	6.IX	6,9	560	25,8	2 730	125,7
1 960	1 820	25	11.IX	7,1	355	18,1	1 315	118,1
1 630	1 550	15	11.IX	4,1	330	20,2	1 960	118,1
1 590	1 510	7,5	10.IX	4,8	285	17,9	1 875	118,0

Таблица 4. Изменение веса у Leander adspersus во время линьки при меняющихся соленостях в каспийской воде

Table 4. Weight changes in Leander adspersus during the moulting process in the Caspian Sea water of different salinities

Вес животного		$S^0/_{00}$	Дата	% потери веса во время линьки	Вес сброшенной шкурки	В % к исходному весу	Общий вес вместе со шкуркой	В % к исходному весу
до линьки	после линьки							
1 510	1 410	40	9.IX	6,6	350	23,2	1 860	123,2
970	910	25	7.IX	6,1	220	22,7	1 190	122,7
1 690	1 540	10	8.IX	8,9	320	18,9	2 010	119,0
740	670	7,5	10.IX	9,5	130	18,9	870	117,6
710	650	5	11.IX	8,5	150	21,1	860	121,1

Как можно видеть из приведенных таблиц, процент потери веса во время линьки для экземпляров, содержавшихся в черноморской воде нормальной солености (табл. 1), сильно колеблется (от 4 до 14), процентное же выражение веса шкурки колеблется значительно меньше (10,2—24,8). В среднем для этой группы креветок процент потери веса равен 9,1.

В каспийской воде нормальной солености (табл. 2) колебания оказались значительно меньше. От 6,8 до 9,1% для потери веса при линьке и от 19,9 до 25,4% для веса сброшенной шкурки.

При содержании линяющих рачков в соленостях различной концентрации (от 7,5 до $35^0/_{00}$) черноморской воды (табл. 3) колебания процента потери веса при линьке очень незначительны (4,1—7,1) и оказались меньше, чем для рачков, содержавшихся в нормальной солености (табл. 1). То же оказалось и для леандеров, содержавшихся в различных соленостях каспийской воды: процент потери веса для них колеблется от 6,1 до 9,5.

При попытке объяснить наблюдавшиеся изменения веса креветок встретились затруднения, разрешить которые без дальнейших исследований не представляется возможным.

Наиболее простым объяснением является допущение, что во время линьки недостаточно еще плотный молодой хитин пропускает воду в гипертоническую внутреннюю среду. Полностью подтвердить это предположение могли бы только непосредственные наблюдения над внутренней соленостью линяющих креветок, однако такими данными мы пока не располагаем.

Некоторым косвенным ответом на данный вопрос могла бы явиться также степень изменения веса при помещении линяющих креветок в воды разной солености. Наши данные, приведенные в табл. 3 и 4, нужного ответа не дают, во-первых, потому, что уже до линьки креветки несколько дней существовали в данной солености, во-вторых, вследствие того, что креветки при изменении внешней солености меняют и внутреннюю соленость примерно при одной и той же степени гипертонии, несколько меньшей при повышении внешней солености и несколько большей при понижении. Две наши таблицы (3 и 4) дают как будто противоречивый результат — в черноморской воде при высоких соленостях внешней среды процент потери веса выше, чем при низких. В каспийской воде соотношение обратное. Однако эти различия (от 4,1 до 7,1 и от 6,1 до 9,5) не могут быть показательными, так как той же степени различия мы имели и в виде нормальной солености (табл. 1 и 2), а в черноморской воде колебания были даже значительно больше

(от 4 до 14). Можно думать, что данное явление изменения веса при линьке должно иметь место для всех водных членистоногих, внутренняя среда которых гипертонична по отношению к внешней среде, если это связано с набуханием во время линьки. При таком решении встает вопрос, имеет ли это явление место в морях с полной соленостью, где, как известно, большинство беспозвоночных существует в условии изотонии. Поступающая во время линьки внутрь животного вода может быть необходима при образовании новой кутикулы и способствует сбрасыванию старой шкурки.

ON THE WEIGHT CHANGE IN LEANDER ADSPERSUS DURING MOULTING

by L. A. Zenkevitch

Institute of Zoology, Moscow State University

In the summer of the year 1936, the author had to carry out a series of experimental investigations on the change of weight of some Black Sea invertebrates. The common Black Sea shrimp Leander adspersus was used as one of the test animals. Leander adspersus, when kept in aquaria, undergoes moulting, seventeen moulted specimens, weighed before and after moulting, h ppened to be present in the author's material.

Weighings were usually performed late at night and early in the morning. All the moults occured during night, which made it impossible to state how many hours did it elapse after the moult till the weighing and what weight changes were to accompany the moult itself, as well as the period immediately preceeding and succeeding the moult. As a rule, the weight of the shrimp after the moult proved to be less than that before it. If, on the contrary, the weight of the shrimp is taken together with the cast off skin, then it will be found to exceed that before the moult. The changes, which took place in the weight of Leander in connection with moulting, are shown in the four following tables.

As seen from tables given, the per cent of the weight loss during moulting for specimens kept the Black Sea water of normal salinity (Table I) shows great variations (4.0 to 14.0), while the skin weight expressed in percentages varies considerably less (10.2 to 24.8). On an average the per cent of weight loss for this group shrimps is 9.1.

In the Caspian Sea water of normal salinity (Table 2) variations were found to be much lesser: from 6.8 to 9.1 per cent for the loss of weight during moulting and from 19.9 to 25.4 per cent for the weight of the cast-off skin.

In keeping moulting shrimps in salinities of different concentration (from 7.5—35$^0/_{00}$) of the Black-Sea water (Table 3) the variations in the percentage of the weight loss during moulting are very insignificant (4.7 to 7.1), being less than in shrimps kept in normal salinity (Table 1). The same was found for Leanders kept in different salinities of the Caspian water, the percentage of the weight loss in case of the latter varying from 6.1 to 9.5.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 3

МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ КЛЕВЕРНЫХ СЕМЕЕДОВ (A. APRICANS HERBST. и A. FLAVIPES PAYK).

П. А. Свириденко

Культура красного клевера впервые появилась на территории СССР в конце XVIII века. Между тем жуки—клеверные семееды из рода Apion—являются давнишними обитателями, постоянными компонентами фауны нынешней территории возделывания культуры клевера. Это указывает на то, что основными стациями обитания семеедов, повреждающих культурный клевер, стациями, где эти жуки в процессе эволюции выработали адаптивные качества к условиям среды, облегчающие им борьбу за существование, служат не поля культурного клевера. Такими стациями являются стации распространения диких клеверов. Именно на них сложились биология и поведение этих насекомых задолго до появления в СССР культуры красного клевера.

К сожалению, энтомологи, ранее изучавшие клеверных семеедов, свои исследования производили только на культурных полях, не уделяя или же уделяя весьма малое внимание тем стациям обитания семеедов, которые являются очагами их расселения.

Эти предпосылки и желание восполнить имеющиеся в литературе пробелы в изучении биологии и экологии семеедов клевера послужили для нас основанием производить учет и исследование этих насекомых на всех стациях их обитания как на культурных, так и прилегающих к ним землях.

Исследование по разработанной автором программе проводилось в 1936 г. в селе Ярополец Волоколамского района, Московской области в хозяйстве колхоза «Призыв» и на близлежащих к нему землях.

Под руководством автора в исследовании принимали также участие младшие научные сотрудники Московской станции защиты растений Носова М. И. (учет семеедов по стациям и техническая обработка материалов), Егорова А. И. (наблюдения за яйцекладкой семеедов) и Сорокин П. П. (маркировка жуков и наблюдение за их разлетом).

Учеты в весенне-летний период производились путем ежедекадных однотипных (по 50 взмахов в пробу) кошений энтомологическим сачком растительного покрова на различных стациях и последующего учета численности и видового состава пойманных таким образом жуков. Кошение проводилось днем в ясную солнечную погоду в часы наибольшей активности апионов.

В период зимнего покоя учет численности жуков проведен был в октябре путем взятия на всех стациях проб верхнего слоя почвы и его растительного покрова (размер проб 0,25 м²) и последующего их анализа. Пробы на стациях брались в шахматном порядке.

Основные стации, изучавшиеся нами, располагались недалеко друг от друга на сравнительно ровном плато, на суглинистых дерново-среднеподзолистых почвах и составляли в общей сложности около 120 га. Характеристика стаций:

1. Клевер первого года жизни, посеянный сплошным посевом по ржи в апреле 1936 г.

2. Клевер второго года жизни, первого года пользования. Сплошной посев. Среди сплошного посева клевера обильно произрастала овсяница красная (Festuca rubra L.) и тимофеевка.

3. Клевер третьего года жизни, второго года пользования. Сплошной посев. Среди клевера обильны были овсяница луговая (Festuca pratensis Unds), тимофеевка и мятлик лесной (Poa nemoralis L.)

4. Клевер четвертого года жизни, третьего года пользования. Сплошной посев. Среди общего травостоя клевера небольшими группами попадались хвощ лесной

(Equisetum silvaticum L.), ожика волосистая (Luzula pilosa L.), мятлик лесной (Poa (nemoralis L.), лапчатка серебристая (Potentilla argentia L.), клевер ползучий (Tr. repens L.) и тысячелистник (Achilla millefolium L.)

5. Слегка приподнятая обочина дороги, прилегающая к клеверу второго года жизни, основной покров который состоял из злаков полевицы обыкновенной (Agrostis vulgaris With) и овсяницы красной (Festuca rubra L.), ползучего белого клевера Tr. repens L.) и частично красного клевера (Tr. pratense L.).

6. Защитная полоса по возвышенной (до 1 м) обочине дороги из 12—15-летних берез и кленов шириной от 10 до 20 м, прилегающая к клеверным полям. Травяной покров в основном состоял из овсяницы луговой (Festuca pratensis Nuds), клевера (Tr. montanum L.) и (в затененных местах под деревьями) хвоща лугового (Equesetum pratense Ehrb). Красный клевер встречался изредка.

7. Опушка березового леса, обращенная на южную сторону. Травяной покров состоял из сплошных зарослей полевицы белой (Agrostis alba L.), луговика дернистого (Deschampsia caespitosa P. B.), овсяницы красной (Festuca rubra L.), дубровки (Veronica Chamaedrys L.), подорожника (Plantago media L.) и отдельных групп красного клевера (Tr. pratense L.), клевера полевого (Tr. agrarium L.) и белоголовки (Tr. montanum L.).

8. 25—30-летний, негустой березовый лес. Основной травяной покров в лесу был неодинаковой густоты и состоял из отдельных зарослей зубровки (Anthoxanthum odoratum L.), луговика дернистого (Dechampsia caespitosa P. B.), овсяницы красной (Festuca rubra L.) и мятлика обыкновенного (Poa trivialis L.) и некоторых других. Среди этого покрова повсюду рассеянно встречался клевер ползучий (Tr. repens L.).

Согласно данным энтомологов Сопоцко А. (11) (Тула, 1910—1914), Мизеровой Ф. В. (6) (Орел, 1913—1914), Щербакова Ф. (13) (Шатиловская опытная станция 1914—1917), Горяинова А. А. (4) (Рязань, 1914), Васильева К. А. (3) (Башкирская АССР, 1932—1934) и др., установилось представление, что семенной продукции красного клевера вредят в СССР главным образом два вида апионов: A. apricans Herbst. и A. aestivum Germ., составляющих 80—98% всего количества семеедов, живущих на клевере; поэтому другие виды апионов существенного значения как вредители клевера не имеют. Отмеченные выше два вида доминанта A. apricans и A. aestivum конкурируют по своей численности между собой, появляясь в одном и том же году в различных местах в неодинаковых количественных соотношениях. Так, по данным Сопоцко А. (11) в 1913 г. в Епифанском, Ефремовском, Чернском и Тульском районах б. Московской области в одних хозяйствах преобладал A. aestivum, в других, наоборот, A. apricans.

По наблюдениям Васильева К. (3) в Карандельском и Благовещенском районах Башкирской АССР в 1932—1934 гг. преобладал A. apricans, а A. aestivum составлял всюду не более 15,6—32,5%.

Систематические обследования клевера в течение всего вегетационного периода в районе села Ярополец Волоколамского района Московской области показали, что клевер повреждается тремя видами апионов, из которых A. apricans составлял 58,3%, а A. aestivum только 0,05%; вместо него второе место по численности (46,65%) занял A. flavipes Payk, который, по данным указанных выше исследователей, обычно отмечался на клевере в ничтожно малом числе (0,5—1,9%).

Большое количество вылавливаемых жуков A. flavipes Payk на полях клевера колхоза «Призыв» соответствовало и необычному по численности заражению личинками этого вида цветочных головок культурного красного клевера. Так, из пробы в 300 стеблей вышло 73,4% A. apricans и 20,3% A. flavipes.

Интересно отметить, что и для районов клеверосеяния стран Западной Европы в литературе отмечались эти же два вида—доминанта A. apricans и A. aestivum, составлявших обычно, так же как и у нас, 85—95% всего состава апионов, живущих за счет семенной продукции культурного красного клевера.

Наши данные за 1936 г. по Волоколамскому району свидетельствуют о том, что видовой состав апионов и их доминанты могут изменяться в пределах даже одной и той же климатической зоны.

A. flavipes, встречавшийся ранее только на белом клевере, начинает, повидимому, приспосабливаться к культуре красного клевера и при наличии каких-то еще не выясненных благоприятных для него условий может появляться в массе на семенном клевере, точно так же как виды A. apricans и A. aestivum.

Отсутствие сведений о количественном и качественном распределении семеедов по стациям давало основание смотреть на них как на постоянных обитателей клевера, у которых отсутствуют миграции и которые постоянно живут на одних и тех же полях, обеспечивающих им обилие пищи, возможность воспроизводить потомство и убежища для зимнего покоя.



Рис. 1. Средняя плотность населения семеедов на различных стациях за весь весенне-летний период

В целях проверки этого мы в течение всего периода жизнедеятельности жуков-семеедов и в период зимнего покоя провели систематический учет распределения их на всех стациях обитания на землях колхоза «Призыв».

Данные наблюдений и произведенных учетов показали, что семееды A. apricans и A. flavipes встречались на всех стациях, а A. aestivum был обнаружен в единичных экземплярах (0,5—1 на пробу) только на клевере второго и третьего года жизни. Клевера первого года жизни весной и до первой декады июля были совершенно свободны от семеедов, в дальнейшем они заселялись двумя первыми видами, но численность их все же была весьма незначительной, в среднем достигала для A. apricans 0,3, а для A. flavipes 0,7 жука на одну пробу. Наибольшее количество семеедов в период их жизнедеятельности встречалось на клевере 3 лет жизни (A. apricans 11,5 и A. flavipes 8,3 экземпляра в среднем на пробу) и в лесу (A. apricans -8,4 и A. flavipes 11,8 в среднем на пробу). На двухлетних и трехлетних культурах клевера A. apricans преобладал по численности над A. flavipes, а на остальных стациях, наоборот, A. flavipes превалировал над A. apricans (рис. 1).

Динамика численности семеедов (A. apricans и A. flavipes) на стациях культурного клевера в течение весенне-летнего периода

подвержена резким изменениям; ранней весной перезимовавшие семееды встречались на культурных клеверах в весьма незначительном количестве, затем в мае и в первую декаду июня началось быстрое их нарастание (в пробе в среднем 15 жуков), во вторую и третью декаду июня произошло резкое увеличение их численности за счет отрождения молодых жуков (в пробе в среднем 49 жуков); с началом уборки клевера на сено численность жуков на клеверах быстро упала, в августе и в первой декаде сентября плотность населения семеедов на культурных клеверах была почти такой же, как в начале мая. При этом надо заметить, что плотности населения A. apricans и A. flavipes на клеверных полях одинакового возраста сходны между собой (рис. 2).

Обследованием всех стаций в середине и в конце октября, в период, когда семееды ушли на зимовку, было установлено, что жуки

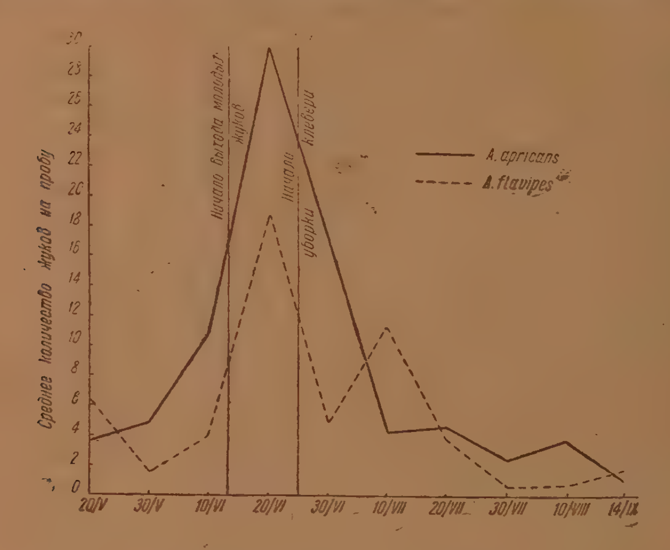


Рис. 2. Колебания численности семеедов на культурном клевере в весенне-летний период.

с наибольшей плотностью сосредоточивались в это время на стации VI—защитная полоса (27,5 экземпляра на 1 м²) и на стации VIII—лес (12,1 экземпляра на 1 м²). На клеверных полях-стациях II, III и IV—плотность жуков была незначительна (3,5—5,2 экземпляра на 1м²), а на клевере первого года жизни зимующих жуков совсем не было обнаружено (рис. 3).

Данные произведенного нами учета количества семеедов на различных стациях в течение периода вегетации клевера, показывают, что семееды A. apricans и A. flavipes распределены весьма неравномерно. Эта неравномерность распределения семеедов по клеверному полю не является стабильной в течение всего летнего периода, а постоянно меняется в зависимости от передвижений и перелетов жуков внутри стации и более дальних миграций на зимовку. Весной на клеверищах идет общее нарастание численности жуков за счет миграции их с мест зимовок, затем среди лета за счет появления молодых; вторую половину лета идет резкое уменьшение их численности за счет отмирания старых жуков, убыли части жуков в связи с уборкой клевера и затем осенью за счет отлета семеедов в места зимовок.

Данные о средней плотности населения семеедов A. apricans и A. flavipes на всех стациях за весенне-летне-осенний период показывают (рис. 1), что на стациях клевер 3 лет жизни, леса и его опушки семееды сосредоточиваются в наибольшем количестве. Такое распределение семеедов обусловлено наличием обоих видов сезонных миграций: осенью — на зимовку в места, преимущественно покрытые древесной растительностью, и весной по пробуждении—снова на клеверные поля.

При сравнении количественных данных, характеризующих распределение жуков по стациям в период их жизнедеятельности (рис. 1) и в период зимнего покоя (рис. 3), обращают на себя внимание стации с наибольшей численностью жуков. На одном графике (рис. 1) наивысшая средняя плотность жуков приходится на стацию—лес, а

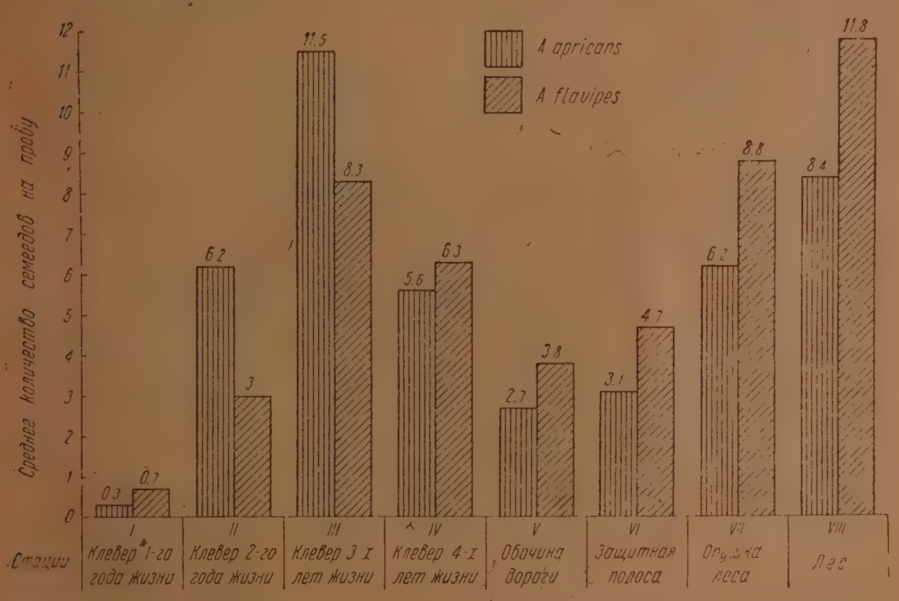


Рис. 3. Средняя плотность семеедов на различных стациях в период зимовки жуков

на другом (рис. 3)—защитная полоса. Это объясняется тем, что в 1935 г. жуки мигрировали на зимовку преимущественно на опушку леса и в лес, где плотность их при ранневесеннем обследовании в 1936 г. доходила до 110 экземпляров на 1 м².

Высокая плотность жуков на опушке леса и в лесу в ранневесенний период 1936 г. обусловила увеличение общей средней плотности жуков на стации—лес за весенний, летний в раннеосенний периоды этого года. Осенью 1936 г. жуки на зимовку распределились несколько иначе, они мигрировали главным образом на защитную полосу, меньше их было в лесу и еще меньше на опушке леса.

Ранее никем незамеченный факт наличия у клеверных семеедов сезонных миграций находит свое подтверждение и в литературе.

Так, у Щербакова Ф. С. (13) имеются данные о зимовках апионов, из которых видно, что большинство жуков (69,7%) зазимовало у дороги и на опушке леса и только 30,4% из них на клеверном поле. Далее им приводятся данные о зараженности семеедами 13-летней бессменной культуры клевера на Шатиловской опытной станции, зараженной в одинаковой степени с клевером 2 лет жизни. Факт отсутствия накопления количества семеедов на бессменной 13-лет-

ней культуре клевера при существовавшем тогда представлении о поведении жуков не находил своего объяснения. Теперь можно сказать, что отсутствие накопления численности жуков на этом поле есть следствие сезонных миграций апионов. Щербаков Ф. (13) и Сопоцко А. (14) указывают на нахождение зимующих жуков под мхом и листьями на прилегающих к полям лесных опушках и в лесу,

Конечно, не все жуки с клеверных полей мигрируют на зимовку, значительное количество их все же остается на клеверищах, причем преимущественно на таких, которые имеют более уплотненную почву и где остатки сухого травяного покрова достаточно обеспечивают жукам на зимний период некоторое прикрытие.

Клеверные семееды принадлежат к числу насекомых, на поведение которых в сильнейшей степени влияют температура и влажность окружающей среды. Это можно заметить из наблюдений за суточной цикличностью вертикальных передвижений жуков: утром— при обогревании кустов клевера—подъем их на верхние части растений, преимущественно освещенные солнцем и вечером—опускание вниз в середину куста и даже при быстром похолодании воздуха спускание к корневищам и заползание в трещины более теплой земли.

Ряд наших наблюдений дает некоторые представления о том оптимуме температуры, который обеспечивает активность жуков в природных условиях. Выпущенные Сорокиным на клевер 12 июня в 5 часов утра при тихой солнечной погоде 4 500 жуков, живших до того времени в лабораторных условиях, не остались на растениях, а через несколько минут почти все заползли в трещины и под комочки земли. Температура воздуха на высоте растений в это время была 10°, на поверхности почвы 11°. Когда же температура воздуха внутри кустов клевера поднялась до 14°, жуки начали подниматься вверх и ползать по стеблям. На оголенной от растительности площадке утром жуки ползли преимущественно в солнечную сторону. На другой день утром 13.VI при температуре воздуха на высоте растений 10° и температуре поверхности земли 12° жуки были мало активны и держались внизу у оснований растений и на земле. Позднее они начали передвигаться по стеблям при температуре воздуха 15°. 14.VI вечером при температуре воздуха на уровне растительного покрова 12°, а на поверхности земли 15,5° жуки также были мало активны, в большинстве своем перебрались с верхних частей клеверных кустов на землю и сосредоточились у основания стеблей. На другой день утром при температуре воздуха на уровне растительного покрова 19° жуки в большом количестве собирались на головки клевера. В середине дня, при солнечной погоде, когда температура воздуха в верхних частях клеверных кустов сильно повышалась (29°), жуки становились обычно мало подвижны и размещались главным образом в бутонах и на нижней стороне листьев. Если солнце временно заходило за облако и температура воздуха падала до 24—25°, они вновь становились подвижными. По утрам в солнечную погоду, но при наличии росы, когда происходит большая отдача тепла в связи с испарением влаги, жуки обычно мало активны.

Наблюдения над молодыми жуками этого года рождения показали, что на изменения температурных условий они реагируют аналогично с перезимовавшими жуками с той лишь разницей, что молодые, но окрепшие жуки были более активны к полетам. Полеты их нами наблюдались в тихую и солнечную погоду при температуре воздуха, начиная от 22—23 и до 36°.

Эти наблюдения в природных условиях дают ориентировочные данные, позволяющие судить о том температурном оптимуме для

взрослых семеедов, который обусловливает поведение жуков в летний период. Наиболее активны жуки при температуре воздуха окружающей их среды 17—25°. Если же температура воздуха в верхних слоях травяного покрова опускается ниже 17°, то жуки сосредоточиваются преимущественно в нижних частях растений. При большом понижении температуры воздуха жуки опускаются на поверхность более теплой в то время земли.

При температуре 29—36° начинается угнетение от высокой температуры, и в это время жуки уходят с ярко освещенных солнцем верхних частей растений, они собираются в середине кустов и там остаются до того как температура воздуха несколько спадет.

Наблюдавшиеся нами полеты при температуре воздуха свыше 30° можно объяснить тем, что жуки перелетали в более прохладные слои воздуха.

Подмеченные нами сезонные миграции жуков происходят не внезапно всей массой семеедов, как это мы наблюдаем у некоторых насекомых, обладающих ярко выраженным инстинктом стадности; напротив, накопление семеедов на стациях, покрытых древесной растительностью, происходит постепенно. Свои привычки к определенным стациям и свое поведение жуки-семееды выработали задолго до того, как они освоили культурные поля и именно на некультурных землях. Тесная связь их с дикими клеверами, которые произрастают обычно на стациях, наиболее обогреваемых солнцем, заставляет жуков в период наступления неблагоприятных температурных условий постепенно откочевывать с культурных клеверов на зимовку туда, где несколько теплее.

Мы измерили температуру приземного слоя воздуха в период когда жуки начали уходить на зимовку и накапливаться на соответствующих стациях, и получили такие разности: в лесу во вторую половину дня было 16°, на опушке леса 11,5° и на клеверном поле 10,5°. Это показывает, что, повидимому, температурные разности воздуха на различных стациях побуждают жука к передвижению.

По данным Бордова В. А., влияние защитных полос на снижение силы ветра огромно. При средней скорости ветра в открытом месте 4,7 м в секунду и высоте деревьев в 17 м скорость его с подветренной стороны резко уменьшается, достигая своего минимума на расстоянии 50 м от полосы, где потеря силы ветра достигает 73,1—70,8%; на расстоянии же 10 м потеря силы ветра составляет около 40%. Вместе с изменением силы ветра меняются все метеорологические элементы, находящиеся с ним в той или иной связи. В полосе наибольшего затишья (50 м) с подветренной стороны замечается значительное отепляющее значение лесных полос. Повышение температуры воздуха на высоте в 50 см от поверхности почвы в нормально сухие дни на расстоянии 50 м от защитной полосы выражается в среднем на (около) 1° в сравнении с наветренной стороной. На расстоянии 10 м в более жаркие дни повышение температуры с подветренной стороны может быть выше наветренной на +6,2°. В пасмурные дни, наоборот, температура на защищенной территории может быть ниже, чем в открытой степи. Отепляющее влияние лесных полос приурочено к первой половине дня. Охлаждающее влияние лесных полос начинается во второй половине дня спустя три часа после полудня и продолжается всю ночь. Наиболее резкое положительное влияние лесных полос на влажность воздуха наблюдается в период преобладания излучения тепла земной поверхностью над солнечной инсоляцией, т. е. начиная со второй половины дня.

В утренние часы после восхода солнца, при преобладании солнечной инсоляции над излучением тепла земной поверхностью, влажность воздуха под влиянием лесных полос изменяется в обратном направлении. Особенно велико влияние лесных полос на испарение. Максимальное снижение испарения приурочено к зоне, равной пятикратной высоте полос, где оно в среднем при скорости ветра 3 м в секунду снижается на 30%, а при скорости ветра 5,5 м в секунду — до 50%.

Эти данные объясняют то положение, при котором в осенний период в утренние и дневные часы, когда температура на клевере значительно понижена, а влажность повышена и когда у опушки леса по обочинам дороги, где имеется древесная растительность или обо-

греваемые солнцем склоны, мы имеем несколько повышенную температуру и пониженную влажность, жуки постепенно передвигаются, устремляясь к более утепленным стациям. Во второй половине дня, когда наступает похолодание в прилесной зоне и увеличивается влажность, жуки становятся мало подвижными и вынуждены оставаться на этих стациях.

Важно заметить, что в весенне-летнее время на полях значительно теплее, чем в местах, покрытых древесной растительностью. По шестилетним наблюдениям Тольского А. (12), на полянах теплее, чем в лесу в летние месяцы (апрель—август) в среднем на 3,5—6,8°.

Повидимому, более высокая температура воздуха на полях и наличие больших кормовых ресурсов побуждают семеедов переселяться весной с мест зимок на клеверища. Этим можно объяснить сезонные миграции жуков, которые связаны, с одной стороны, с разностью микроклимата лесных и лесозащитных стаций с микроклиматом клеверных полей, а с другой—с тем поведением жуков, которое вырабатывалось на стациях диких клеверов, росших и ранее до распространения культурных клеверов в нашей зоне на обочинах дорог, на прогалинах среди леса и на опушке леса.

Интересные данные нами получены в отношении мест кладки яиц самками семеедов, о которых имеются разногласия между отдельными исследователями. Сопоцко А. (9) считал, что самки семеедов нормально откладывают яйца в цветущие головки клевера (по одному яйцу внутрь цветка клевера). Он допускал, что яички могут быть откладываемы самкой также и в зеленые, и в зачаточные цветочные и листовые почки, однако последнее он относил к разряду ненормальных явлений, ведущих к неправильному развитию личинок и даже при откладке яиц в листовые почки—к неминуемой гибели. Щербаков Ф. С. (13) отмечал, что яйца, отложенные клеверными семеедами, не только в генеративные, но и в вегетативные части клевера — листовые почки, за черешок боковых листьев стебля и даже на листья, — не гибнут, а вполне могут развиваться и доходить до стадии имаго. Приводя примеры (стр. 30—33) массовой откладки яиц за прилистники при изобилии бутонов и вполне цветущих головок клевера и отмечая это явление как нормальное и обычное, Щербаков Ф. С. вместе с тем этими данными показывал, что у апионов в этом отношении нет какой-либо выраженной избирательной способности. Нотини Г. (7) также указывает, что яйца откладываются семеедами как в генеративные, так и в вегетативные части растения. Его исследования различных стадий развития цветов клевера показали, что яйца семеедами были отложены 24% в совсем зеленые головки, 65,3% в головки с чуть окрашенными на конце цветами и 10,7% в головки с полностью окрашенными цветами. В недавно вышедшей работе (1936) Васильев К. А. (3) на основании своих наблюдений выдвинул теорию положительной избирательной способности яйцекладущих самок апионов по отношению к наиболее развитым генеративным частям растений.

Из данных Васильева К. А. видно, что только цифры за 1932 г. ясно подтверждают выдвинутую им теорию. Что же касается данных за 1934 г., то количество яиц, отложенных в наиболее развитые генеративные органы клевера — головки, составляет всего 51,4% против 48,6%, отложенных в менее развитые генеративные органы —зачаточные и формирующие почки. Данные же 1933 г. вовсе противоречат этой теории: в зачаточные и формирующие почки было отложено 62,7% яиц, а в головки только 37,1%. Такие же противоречия мы находим и на приведенных автором диаграммах, из которых видно, что при наличии на клеверном поле одновременно зачаточных, формирующих почек и головок клевера семееды в один и тот же день кладут яйца не только в головки, но и в почки разных степеней развития.

Наши материалы, собранные в Волоколамском районе в 1936 г. Егоровой А. И. (5), также говорят не в пользу теории Васильева. Данные ее анализов показали, что количество яичек и личинок за прилистниками и в формирующихся почках значительно больше, чем в бутонах и в цветущих головах клевера (см. табл.). Пентадные анализы в течение всего вегетационного периода клевера второго года жизни пользования показали, что за период яйцекладки наибольшее количество яиц было отложено семеедами в зачаточные почки—43,5%, в формирующиеся почки—16,7%, в зеленые головки—25,9% и в цветущие головки—только 13,9%.

Результаты анализов клевера 3 лет жизни на зараженность их семеедами

Время анализа растений	Количество яиц и личинок семеедов клевера на 100 стеблей				Примечание
	за прилистниками	в формирующихся почках	в бутонах	в цветущих головках	
28.V.1936					
Яиц	33	15	9	0	Бутонов было много, цветущих головок не было
Личинок	30	30	6	0	
8.VI.1936					
Яиц	13	22	1	7	Было много цветущих головок и бутонов
Личинок	3	33	2	7	

Аналогичная откладка наблюдалась на клеверах других возрастов и диких клеверах. Откладка семеедами яиц происходила как в генеративные, так и в вегетативные части клевера. Максимум яйцекладки на культурных и диких клеверах пришелся до их цветения. В период цветения жуки откладывали яйца в генеративные органы клевера различной степени развитости (рис. 4).

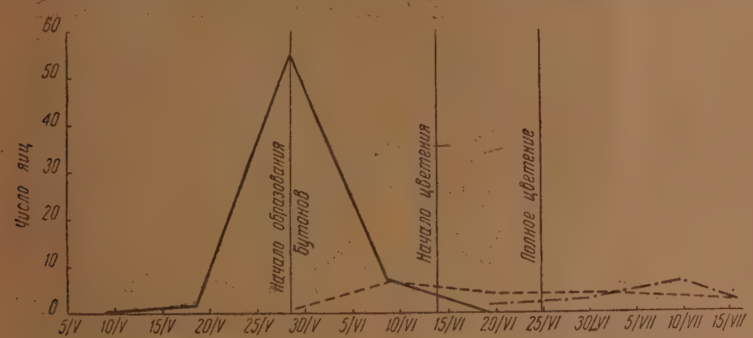


Рис. 4. Распределение яиц семеедов, отложенных на генеративных органах красного клевера различной степени развитости

Из приведенных нами данных Щербакова, Нотини и последних наблюдений Егоровой (5) видно, что теория Васильева о наличии у яйцекладущих самок апионов избирательной способности к наиболее развитым генеративным органам клевера не подтверждается. Можно предполагать, что здесь мы имеем не избирательную способность апионов к наиболее развитым генеративным органам клевера, а, пожалуй, избирательную способность к наиболее утепленным местам, т. е. яйцекладка происходит в условиях определенного микроклимата среды, обеспечивающего оптимум жизнедеятельности жуков (конечно, в период, когда она должна быть, когда яйца созрели). Обследуя небольшой участок дикого клевера с северной стороны, а также с южной, более обогреваемой, мы обнаружили на каждых 100 растениях с солнечной стороны 131 яйцо, а с северной стороны только по 18 яиц. Таким образом, семееды откладывают яйца в разные части растения и, по всей вероятности, выбор их зависит от вертикального распределения температуры и влажности воздуха среди кустов клевера.

В ветреную погоду при наличии большого испарения в верхних частях растений, где располагаются обычно более развитые головки клевера, температура воздуха будет понижена, а в среднем ярусе кустов, в местах расположения более молодых генеративных частей клевера, где сила ветра значительно слабее, температура воздуха будет несколько выше. При этих условиях жуки сконцентрируются в более теплом ярусе стеблей клевера и отложат свои яйца преимущественно в зачаточные и формирующиеся почки. В тихую и теплую погоду жуки поднимаются обычно наверх, потому яйцекладка происходит в более развитые головки.

Следует заметить, что обычно период яйцекладки жуков совпадает с периодом бурного роста клевера. Стадия яйца семеедов длится около 6—8 дней. Таким образом, яйцо, отложенное в зачаточную почку, вместе с ростом и развитием клевера к моменту отрождения личинки из него может оказаться не только в формирующейся почке, но и в зеленой головке, а отложенное в зеленую головку— в цветущей. Это не всегда принимается во внимание при анализе растений. Возможно, что недоучет этого момента, имеющего большое методическое значение, также послужил некоторой причиной, поведшей к утверждению о том, что апионы выбирают для откладывания яиц наиболее развитые генеративные органы клевера.

По данным Сопоцкого А. (11), Щербакова Ф. (13) и др., установилось определенное представление, что «старые» жуки-семееды (A. apricans и др.), однажды перезимовавшие и жившие в течение лета половой жизнью, к осени все вымирают, а на зимовку уходят лишь молодые жуки, еще не зимовавшие.

Наблюдая уход на зимовку осенью 1936 г. в Волоколамском районе, мы заметили, что часть жуков, уже перезимовавшая однажды, вновь ушла на зимовку. Каково будет поведение этих жуков после вторичной зимовки, мы еще не знаем, но в только что полученном отчете о научных работах датских энтомологов—Бовиен П. и Иоргенсен М. (1) мы находим совершенно неожиданные данные, которые заставляют весьма серьезно изменить установившееся представление о биологии клеверных семеедов и о динамике нарастания их численности на полях клевера.

Эти исследователи сообщают о том, что у них в лабораторных условиях A. apricans перезимовали две зимы и самки откладывали яйца на второй год жизни, причем самки рождения 1933 г. в 1935 г. отложили в среднем по 93,5 яйца (максимально одна самка отложила 217 яиц), а самки рождения 1934 г., т. е. перезимовавшие один раз, отложили в среднем по 49,2 яиц (максимально 136). В июле Бовиен и Иоргенсен перенесли из лаборатории и поместили в садках 10 пар самок в природные условия, где самки в течение месяца в среднем отложили по 55,3 яйца, причем максимальное количество яиц, отложенное одной самкой, было 95.

Авторы приходят к выводу, что если в течение месяца было отложено столько яиц, то за весь период яйцекладки их будет значительно больше.

До сего времени максимальное количество яиц, отложенное одной самкой, отмечалось в литературе иностранной — 48 экземпляров (6) и советской — 77 экземпляров (13).

Опытами Щербакова Ф. С. (13), правда, весьма скромными по объему, было установлено, что партеногенеза у апионов не существует, и неоплодотворенные самки яиц не откладывают. Данные же Бовиена и Иоргенсена говорят об обратном. По их наблюдениям, перезимовавшие два раза самки апионов откладывали яйца, будучи неоплодотворенными.

Правда, наблюдения Бовиена и Иоргенсена производились в основном не в естественной обстановке, и природные условия, конечно, могут внести свои коррективы.

Из этих данных видно, что семееды могут откладывать значительно большее количество яиц, чем считалось раньше, что период жизни части жуков длится не один, а два, а может быть и три года, что половая жизнь апионов после вторичной зимовки не только не прекращается или убывает, но, наоборот, даже значительно повышается.

Выводы

В результате систематических обследований различных стаций обитания семеедов, наблюдений над образом их жизни и поведением нами установлено следующее:

1. В пределах одной и той же зоны видовой состав клеверных семеедов и их доминанты могут изменяться и такой вид как A. flavipes, ранее другими исследователями отмечавшийся в минимуме, может в некоторые годы появляться в массе и приносить серьезные повреждения красному клеверу.

2. Семееды A. apricans и A. flavipes занимают различные стации. На клеверных полях наибольшее количество семеедов бывает сосредоточено на клевере 3 лет жизни. Клевера первого года жизни обоими видами семеедов заселяются в слабой степени.

3. Наличие сезонных миграций жуков A. apricans и A. flavipes осенью на зимовку в места, покрытые древесной растительностью, и весной, по пробуждении, снова на клеверища.

4. Весной на клеверных культурах происходит общее нарастание численности жуков за счет миграций их с мест зимовок, затем среди лета за счет появления молодых; вторую половину лета идет резкое уменьшение их численности за счет отмирания старых жуков, убыли части жуков в связи с уборкой клевера и затем осенью за счет отлета семеедов в места зимовок.

5. Зимовка жуков в основном сосредоточена не на клеверищах, а на опушках леса, в лесу по обочинам дорог и прочих землях и происходит главным образом на поверхности земли под опавшими листьями и среди стеблей травяного покрова.

6. Передвижение семеедов внутри стации и сезонные миграции их находятся в зависимости от микроклиматических факторов окружающей их среды.

7. Сколько-либо выраженной избирательной способности у яйцекладущих самок жуков к наиболее развитым генеративным органам клевера, как на это указывал энтомолог Васильев К. А., не подмечено.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bovien P. og Jorgensen M., Tidsskriff for Planteavl, Bind 41, Nr. 2, 1936.— 2. Бордов В. А., Влияние лесных полос на микроклимат прилегающей территории, ВАСХНИЛ, Москва, 1936. — 3. Васильев К. А., Клеверные семееды апионы, Изд. ВАСХНИЛ, 1936. — 4. Горяинов А. А., Труды совещ. по вредит. клевера среднерусского района, Тула, 1919. — 5. Егорова А. И. и Озол А. Л., Развитие клеверного семееда и уборка урожая, ВИЗР, 1937. — 6. Мизерова Ф. В., Труды совещ. по вредит. клевера среднерусского района, Тула, 1916. — 7. Notini G., Undersökningar rorande pä rödklöver levande spetsvivlar (Apion Herbst), Stockgolm, 1935. — 8. Рубцов И. А., Труды по защите растений Восточной Сибири, Иркутск, 1933. — 9. Сопоцко А., Вредители клевера — семееды рода Apion в Тульской губ. и меры борьбы с ними, 1912. — 10. Сопоцко А., Отчет о деятельности станции за 1913 и 1914 г., Тула, 1915. — 11. Сопоцко А., Вредители клевера в Тульской губ. в 1910 — 1914 гг., Тула, 1916. — 12. Тольский А., Метеорологический вестник, № 7 — 12, 1922. — 12. Щербаков Ф., Труды Шатиловской сельскохозяйственной опытной станции, серия VI, Орел, 1922.

SOME MATERIALS ON THE ECOLOGY OF CLOVER WEEVILS (A. APRIKANS HERBST. AND A. FLAVIPES PAYK)

by P. A. Sviridenko

The investigations were carried out in the Volocolamsky region of the Moscow district, at the collective farm «Prizyv» in the year 1936.

While elucidating the species composition and the distribution of clover weevils (Apion)' once a decade observations were performend in the following habitats: (1) 1st year clover field; (2) 2nd year clover field; (3) 3rd year clover field; (4) 4th year clover field; (5) horder of the road adjacent to clover fields; (5) protective stretch of woodland with 12—15 years old birches and maples on the taluses of the road; (7) edge of birch woods facing south; (8) rather sparse 25—25—39 years birch woods.

As a result of systematic inspections of the above indicated habitats and observations on the mode of life as well as on the behaviour of clover weevils the following facts were established.

1. A somewhat unusual species composition of clover weevils as compared with data available from literature, namely: Apion apricans constituted 58.3 per cent, A. aestivum amounted to 0.05 per cent, while A. flavipes reached 46.65 per cent, the latter species, according to literary data, being formerly observed, as a rule, on the red clover in an insignificantly small number.

Those data testify that even within the limits of the same locality the Apions can be represented by different species, the relative abundance of which may vary due, as it seems, diverse ecological conditions. Such a species as A. flavipes, formerly met with in a minimum number, may appear in a mass, doing serious harm to the red clover.

Clover weevils A. apricans and A. flavipes occur in all habitats, in clover fields their highest number being concentrated on the three years old clover. Clovers of the first year remained absolutely free from weevils during spring and till the first decade of July, while later on they became populated by both species, but to a very slight degree. The third species A. aestivum was detected as single specimens and on the second and third year only.

3. There occur seasonal migrations of weevils A. apricans and A. flavipes: in autumn they move for wintering into woods, while in spring, after awakening, they return again into clover fields.

4. In spring a general increase in the weevil numbers takes place in clover fields, first, as a result of their migrations from the wintering places and then, in midsummer, due to the hatching of a new generation, the second part of the summer is marked by a sharp decrease in the weevil numbers owing to the dying off of the old insects, to the diminition of weevils in general in connection with the clover housing and afterwards in automn on account of the weevils flying off to their wintering places.

5. The wintering of weevils is not chiefly concentrated in the clover fields, but near the forest edges, in moods, on borders of roads, etc., taking place mostly on the surface of the earth under dead leaves and stalks of the grass cover.

6. The mowing of weevils from one place to another within the boundaries of a habitat, as well as their migrations depend on the microclimatic factors of their environment.

7. The author's observations did not reveal any manifestation of selective capacity among egglaying females of weevils toward the best developed generative organs of the clover plant, as it had been indicated by the entomologist K. A. Vassiliev.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 3

НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БЛИЗКИХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ

Н. И. Калабухов

Из лаборатории экологии биологического института ЛГУ

I. ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИИ ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ (APODEMUS SYLVATICUS L. и A. FLAVICOLLIS MELCH) И СУСЛИКОВ (CITELLUS PYGMAEUS PALL и C. SUSLICUS GUELD) НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ОСВЕЩЕНИЯ

1. ВВЕДЕНИЕ

Изучение экологических особенностей различных форм животных имеет большое значение для понимания путей возникновения адаптивных признаков.

В большинстве случаев особенности, проявляющиеся во взаимоотношениях животных с внешней средой, более пластичны, чем морфологические признаки, и именно по ним в первую очередь, повидимому, и происходит процесс отбора (см., например, Cuenot, 1925, Elton, 1930, Северцов, 1936).

Изучение экологических особенностей близких форм в пределах одного рода или даже вида, особенно в тех случаях, когда эти формы существуют в разных условиях среды, может дать ценный материал для разрешения поставленного вопроса. Следует ожидать, что в этих случаях многие экологические особенности близких форм будут всегда иметь то или иное адаптивное значение.

Изучение экологических особенностей близких форм животных, и, в частности, их отношение к действию ряда факторов внешней среды привлекало уже ранее внимание исследователей. Так, были установлены некоторые особенности влияния температуры и влажности на близкие формы беспозвоночных [жуки — Calandra granaria и Calandra oryza-Robinson, 1926, Настюкова, 1936, жужелицы — Carabus-Krumbiegel, 1932, другие виды жуков — Bodenheimer, 1934, тараканы Blatta, Blattella и Périplaneta—gunn (gunn), 1935, клопы—Cimex lectularins и C. rotundatus, Mellanby, 1935, хлебные клещи—Смарагдова, 1936, Родионов, 1937] и млекопитающих (Sumner, 1932, грызуны и летучие мыши — Herter, 1935, 1936).

Ряд авторов (Buxton, 1923, Kruger, 1929, Franz, 1930, Алпатов и Настюкова, 1934, Стрельников, 1932, 1934) отмечал ряд интересных особенностей влияния лучистой энергии на близкие виды животных, отличающихся по своей окраске[1].

Почти во всех этих исследованиях (за исключением работ Семнера и Мелланби) авторы не ставили своей задачей охватить возможно полнее характер этих отличий близких форм и установить их значение для существования этих видов или подвидов.

Автор настоящей статьи, подойдя к вопросу об адаптивных особенностях близких форм, вначале обратился к изучению некоторых отличий горных и равнинных лесных мышей (Apodemus sylvaticus L.)

---

[1] Обзор литературных данных по некоторым экологическим особенностям близких видов животных дан нами в «Успехах современной биологии», т. V, стр. 362—365 (1936) и т. VI, № 1, стр. 183—186 (1937).

по отношению к действию одного из факторов внешней среды, именно атмосферного давления (Калабухов, 1935 и 1937, Калабухов и Родионов, 1936), но эти исследования, установив наличие некоторых адаптивных особенностей у горных Apodemus sylvaticus, поставили ряд новых вопросов. Стремясь их разрешить и тем самым подойти вплотную к проблеме адаптивного значения экологических признаков, автор в последующих исследованиях поставил перед собой уже более широкую задачу — проследить особенности ряда близких видов по отношению к действию разных факторов внешней среды. Настоящее сообщение содержит данные, полученные в отношении реакции грызунов на различную интенсивность освещения.

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал. В качестве объекта для исследования были взяты две пары близких грызунов: лесная и желтогорлая мыши и крапчатые суслики (Citellus pygmaeus Pall и C. suslicus Gueld).

Выбор этих двух пар близких видов определялся следующими соображениями. Мы считали, что для выяснения поставленных вопросов необходимо взять виды, степень близости которых различна. В этом отношении взятые пары, несомненно, резко отличались одна от другой. Крапчатый и серый суслики являются видами, четко ограниченными по своим морфологическим признакам, относящимся к разным подродам рода Citellus, встречаются вместе лишь в немногих точках зоны перекрытия их ареалов (Свириденко, 1927, Кузнецов, 1936). В противоположность этому соотношения двух видов лесных мышей довольно своеобразны вследствие большого сходства ряда их морфологических признаков. Целый ряд авторов (Argyropulo, 1929, Астанин, 1936, Cuénot, 1936) считает их очень близкими формами, а некоторые (Пидопличка, 1937) даже не считают возможным принимать их за отдельные виды. Наконец, эти два вида встречаются вместе и в одних и тех же местообитаниях в значительной части своих ареалов в Европе и в СССР и только в некоторых районах и областях встречаются отдельно (Кистяковский, 1935, Cuénot, 1936, Свириденко, 1936).

Кроме того, взятые нами в качестве объекта суслики и мыши не только относились к двум разным семействам грызунов, но и являлись представителями двух резко отличающихся экологических групп. Лесные мыши населяют в основном местообитания с древесной растительностью.

В противоположность им исследованные виды сусликов обитают на полях, в степи и полупустыне. Суточный цикл деятельности обеих групп грызунов также резко отличен, суслики—дневные формы, мыши—строго ночные (Elton, Ford and Baker, 1931). По физиологическим признакам обе группы также резко отличались — мыши являются типичными гомойотермными формами, в то время как суслики — типичными зимоспящими животными. В связи со всеми этими основными особенностями связан ряд других отличий, характер питания, ограниченность периода размножения у сусликов и длительность его у лесных мышей (Elton, Ford and Baker, 1931).

Все эти резкие отличия двух взятых пар близких видов позволяли нам с большой достоверностью выяснить, какие особенности видов в каждой паре действительно являются адаптивными и какие не связаны с их взаимоотношениями с внешней средой.

Для исследований, изложенных в настоящей статье были использованы грызуны, добытые в следующих районах.

1. Apodemus sylvaticus L. Московская область (окрестности Москвы). Ростовская область и Предкавказье (окрестности станции Цымлянской г. Ворошиловска и станицы Невинномысской).
2. Apodemus flavicollis Melch. Ленинградская область (окрестности Петергофа), Курская область (заповедник Лес на Ворскле Борисовского района).
3. Citellus pygmaeus Pall. Харьковская область (Изюмский район).
4. Citellus suslicus Gueld. Курская область (Борисовский район).

Таким образом, мыши были получены как из районов совместного существования обоих видов (Курская и Ростовская области и Предкавказье), так и из мест, где эти виды встречаются отдельно (Московская область—только A. sylvaticus, Ленинградская область—только A. flavicollis).

Суслики были добыты из районов, лежащих близ границы, разделяющей их ареалы, в весьма сходных условиях существования.

Учитывая, что изучаемые экологические особенности могут быть по-разному выражены у животных разного возраста в связи с большой неспецифичностью и пластичностью признаков у молодых форм, опыты проводились исключительно со взрослыми, половозрелыми грызунами.

Описание приборов

С целью изучить особенности реакции этих грызунов на свет была применена методика установления предпочитаемого освещения. Для этой цели употреблялись два прибора, в одном (альтернативном) приборе было возможно установить, выбирает ли грызун данного вида темную или освещенную его часть, а во втором можно было установить более точно ту интенсивность освещения, которую грызун предпочитает или избегает (градиент-прибор).

Альтернативный прибор представлял собой деревянный ящик (15×20×120 см). Сверху «светлая» половина прибора была покрыта стеклом и вторая, «темная»,— непроницаемой для света крышкой. Над концом прибора со «светлой» стороны на расстоянии 2 см от крышки помещался источник света — лампа в 16 свечей (рис. 1). В боковых стенках прибора были сделаны дверки для впускания животных, а в задней стенке закрывавшиеся крышками отверстия, через которые можно было измерять яркость освещения в приборе в 6 его секторах (рис. 1).

Во всю длину прибора на высоте 3 мм, над его полом в передней и задней стенке были прорезаны щели шириной в 3 мм, через которые производились наблюдения за положением животного.

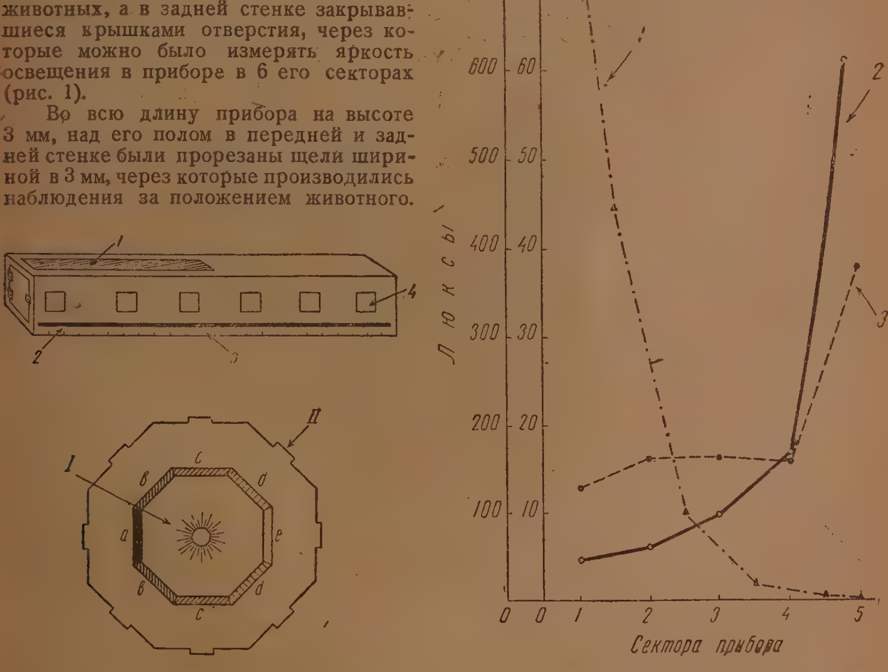


Рис. 1. Схема приборов для изучения реакции грызунов на интенсивность освещения

Рис. 2. Сравнение реакции на свет Apodemus flavicollis (3) Melch и A. sylvaticus L. (2) в градиент-приборе (1). Освещенность (в люксах)

Под щелью была наклеена полоса бумаги с условными делениями (по 5 см каждое). В начале светлой части прибора стояло деление «1» и в конце темной «24».

Прибор для получения градиента освещения представлял собой замкнутый кольцом коридор, ширина которого была равна 15 см и высота 20 см (рис. 1). Внутренние стенки восьмигранника были застеклены: одна обыкновенным стеклом, вторая, противоположная ей—стеклом, оклеенным черной бумагой, и в остальных — светофильтрами, приготовленными из фотопластинок 13—18. Для этой цели пластинки экспонировались на свету разное время (по 2 пластинки вместе) и затем проявлялись и фиксировались. Полученные таким образом три пары фильтров располагались в приборе так, что наиболее прозрачные прилегали к стеклу и наиболее темные—к черному стеклу (схема на рис. 1). В центре прибора на расстоянии 20 см от каждого фильтра помещался источник света—лампа в 60 свечей. В нижней части прибора над полом также было устроено щелевидное отверстие, через которое производились наблюдения за положением животного. Под щелью были нанесены условные деления (по 11 см каждое), начиная от 1 (середина прозрачного стекла) и кон-

чая 13 (середина черного стекла). Внутри этот прибор (как и альтернативный) был выкрашен черной краской.

Вследствие такой конструкции прибора в нем создавалось 2 одинаковых градиента с пятью степенями освещенности каждый (темный и светлый секторы, общие для обоих градиентов), причем вследствие кольцевого расположения секторов создавалась постепенность изменения освещения. Определение интенсивности освещения производилось в каждом из 5 секторов через отверстия в наружной стороне прибора. Определение интенсивности освещения проводилось в темной комнате, причем, чтобы свет от лампы внутри прибора не проникал наружу, прибор сверху накрывался деревянной крышкой, выкрашенной в черный цвет. Эта же крышка надевалась на прибор во время опытов с животными с целью помешать проникновению в прибор постороннего света. Измерение интенсивности освещения в приборах производилось люксемером ВООМП № 2265.

При измерении отражатель люксемера вдвигался в отверстие внутрь прибора и помещался по середине данного сектора на высоте 3 см от пола прибора. Полученные данные об интенсивности освещения в разных секторах приборов приведены в табл. 1 и на рис. 2.

Таблица 1. Интенсивность освещения (в люксах) в альтернативном приборе для изучения реакции на свет

Половина прибора	Светлая			Темная		
№ сектора	1	2	3	4	5	6
Деления, на которых определялась освещенность	2	6—7	10—11	14—15	18—14	22—23
Освещенность в люксах . .	7 000	5 400	308	47,3	12	1,12

Опыты производились следующим образом. Каждый экземпляр помещался в прибор на период продолжительностью в 75 минут. Через каждые 3 минуты производилось наблюдение и записывалось то условное деление, где находился зверек. Таким образом, в течение опыта производилось 25 отсчетов, затем через 1—3 дня опыт с этим же экземпляром повторяли снова. В итоге с каждым животным проводилось 50 наблюдений. Разумеется, перед опытом и после него животные получали в избытке пищу (хлеб, овощи, зерно). Отсчеты в условных делениях затем переводились в люксы путем интерполяции, полученной на основании измерения интенсивности освещения в середине каждого сектора.

Наконец, в ряде случаев производилась также автоматическая запись активности грызунов в течение суток. Описание этой методики будет дано в следующем сообщении вместе с данными о зависимости суточного цикла активности от ряда факторов внешней среды.

3. ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИИ НА СВЕТ ЛЕСНОЙ И ЖЕЛТОГОРЛОЙ МЫШЕЙ (APODEMUS SYLVATICUS L. и A. FLAVICOLLIS MELCH)

В августе—сентябре 1937 г. была проведена первая серия опытов в альтернативном приборе. Животные помещались в прибор в вечерние часы—от 19 до 22 часов, т. е. в часы, когда зверьки уже обычно бывают активны. Как уже указано выше, с каждым зверьком опыт ставился 2 раза, но в разные дни, в течение 75 минут каждый раз.

Полученные данные приведены в табл. 2.

Таблица 2. Реакция на свет двух видов лесных мышей в альтернативном приборе

Вид мыши	Ap. flavicollis			Ap. sylvaticus		
Место добычи	Ленинградская область	Курская область	Общее	Московская область	Предкавказье	Общее
Число экземпляров	10	6	16	7	8	15
Число отсчетов	500	300	800	350	400	750
Темная половина [Т] . . .	57,6%	55,4%	56,6%	88,3%	87,0%	87,6%
Светлая половина [С] . . .	42,4%	44,6%	43,4%	11,7%	13,0	12,4
Интенсивность реакции [Т С]	1,35	1,23	1,28	7,53	6,69	7,06

Эти предварительные опыты показали нам, что лесная и желтогорлая мыши резко отличаются по характеру своей реакции на яркость освещения.

У Apodemus sylvaticus L. ясно выражена отрицательная реакция на свет, в результате чего в 87,6% всех случаев зверьки находились в темной части прибора. Интенсивность этой реакции, определяемая отношением числа случаев пребывания в темной части к числу случаев пребывания на свету, выражается цифрой 7,06.

Наоборот, Apodemus flavicollis Melch встречались почти в половине всех случаев (43,4%) и в светлой части прибора. Так как при равенстве числа встреч животных в темной и светлой части прибора (т. е. при показателе, равном 1) интенсивность реакции равна нулю, у A. flavicollis эта отрицательная реакция выражена весьма неясно (1,28) и поэтому можно считать, что в этих опытах желтогорлые мыши проявили себя как вид, безразличный к изменению яркости освещения в весьма широких пределах.

Чтобы сравнить отличие в интенсивности отрицательной реакции на свет у этих двух видов, можно также взять эти показатели, вычесть из них единицу и затем разделить один на другой:

$$\frac{7{,}06-1}{1{,}28-1}=\frac{6{,}06}{0{,}28}=21{,}6;$$

т. е. предпочтение темной половины прибора выражено у Apodemus sylvaticus L. почти в 22 раза более, чем у Apodemus flavicollis Melch. Но было бы, конечно, недостаточным провести такое грубое сравнение поведения животных в альтернативном приборе. Необходимо было изучить реакцию этих двух видов грызунов на изменение интенсивности освещения в градиент-приборе, где мы могли бы более точно установить, какие условия освещения предпочитает каждый из двух видов грызунов. В особенности тщательно следовало изучить реакцию Apodemus flavicollis, так как лесные мыши уже в опытах с альтернативным прибором вели себя вполне определенно, распределяясь не только в темной половине прибора, но преимущественно в самой темной его части.

В самой темной части прибора, приходившейся на последние 4 деления из 24 (21, 22, 23, 24), где интенсивность освещения была равна 1—2 люксам, в опытах с Apodemus sylvaticus L. было зарегистрировано 76,7% всех случаев и только 23,3% распределялось по остальным $\frac{5}{6}$ частям прибора, (из этих 23,4% 10,3% все же распределялись также в темной части прибора с интенсивностью освещения от 100 до 10 люксов). Поэтому мы провели в градиент-приборе сравнительно большое число опытов с Apodemus flavicollis Melch и меньше с A. sylvaticus L. На рис. 2 приведены кривые распределения числа случаев (в процентах от общего числа) нахождения в 5 зонах освещенности прибора для 25 экземпляров A. flavicollis (т. е. всего 1 250 отсчетов) и для 8 экземпляров A. sylvaticus L. (т. е. всего 400 отсчетов). Эти данные еще более уточняют и подкрепляют выводы, сделанные в первых исследованиях с альтернативным прибором. Прежде всего мы наблюдали снова четко выраженную отрицательную реакцию на свет у Apodemus sylvaticus L. Лишь 5,25% всех случаев приходится у этого вида на яркость более 450 люксов, 6,25% на зону яркости от 100 до 450 и 10% на зону яркости от 20 до 100 люксов. В то же время в темных секторах прибора было отмечено наибольшее число случаев; 17% в зоне освещенности от 1 до 20 люксов и 61,5—в самой темной части прибора (яркость освещения менее 1 люкса).

Средняя величина предпочитаемой освещенности для Apodemus sylvaticus L. равна 32 люксам.

Совершенно по-иному ведут себя желтогорлые мыши. Как и в опытах с альтернативным прибором, большее число случаев было отмечено для больших яркостей (13,2% при яркости свыше 450 люксов и, наконец, 16,5% в зоне от 20 до 100 люксов, т. е. всего 45,8 вместо 21,5% для Apodemus sylvaticus L. в тех же секторах).

Все же если сравнить распределение встречаемости A. flavicollis во всех 5 зонах освещенности, следует учесть, что в наиболее темной части прибора, где освещенность была менее 1 люкса, зверьки встречались в наибольшем числе случаев (38%) и, наоборот, в зоне самого яркого освещения (свыше 450 люксов) было отмечено всего 13,2% случаев. Это сравнение данных, полученных для двух видов, позволяет нам считать, что A. flavicollis Melch. все же не является видом, полностью безразличным к яркости освещения, как это можно было предполагать на основании опытов в альтернативном приборе, хотя и избегает яркого освещения в значительно меньшей степени, чем A. sylvaticus L.

Средняя величина предпочитаемой яркости освещения также резко отличается от таковой для A. sylvaticus L.

Для 25 желтогорлых мышей из Ленинградской и Курской областей (всего 1 250 отсчетов) эта величина равна 114,2 люкса, т. е. в 3,5 раза больше, чем для A. sylvaticus (32 люкса).

Если учесть, что для абсолютно безразличного к яркости освещения (т. е. эурифотичного) вида следовало бы ожидать равномерного распределения числа случаев по 5 секторам прибора (т. е. по 20% в каждом секторе), мы видим, что отрицательная реакция на свет выражается у Apodemus flavicollis только при сравнении крайних пределов яркости, т. е. в 1-м и 5-м секторах. В секторах с яркостью освещения от 450 и до 1 люкса мы наблюдали цифры встречаемости, весьма близкие для теоретически ожидаемых для абсолютно эурифотичного животного (16—16,5%).

Все это говорит о том, что два исследованных нами вида лесных мышей резко отличаются по реакции на интенсивность освещения.

Установив эти отличия в опытах, проводившихся в вечерние часы (от 19 до 23 часов), мы попытались в дальнейшем выяснить, не изменяется ли эта реакция на интенсивность освещения в течение суток. Для этой цели с некоторыми животными опыты производились как в вечерние часы, так и днем (от 10 до 16 часов). Такое сравнение реакции на свет в разное время суток было произведено с 10 экземплярами Apodemus flavicollis Melch.

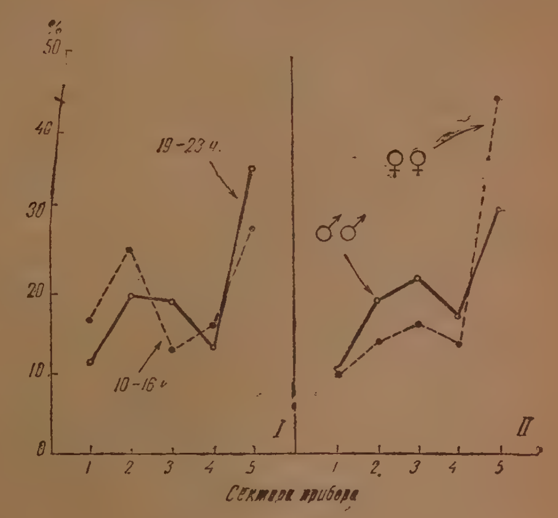
В табл. 3 приведены полученные данные.

Таблица 3. Реакция Apodemus flavicollis Melch. на свет в разное время суток

Время суток		10—16 часов	19—23 часа	Изменение встречаемости в %
Число экземпляров		10	10	
Число отсчетов		500	500	
Число отсчетов в % в разных секторах прибора	1	17,0	12,0	−5,0
	2	25,6	20,2	−5,4
	3	13,0	19,4	+6,4
	4	16,0	13,2	−2,8
	5	28,0	35,2	+7,2

Эти данные, полученные с одними и теми же экземплярами желтогорлых мышей, говорят о том, что в вечерние часы этот вид, повидимому, более избегает яркого света, чем днем (рис. 3).

Точно так же было произведено сравнение реакции на свет по полу для 10 самцов и 10 самок (т. е. по 500 отсчетов в каждой группе) (рис. 3).



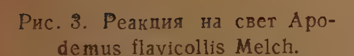


Рис. 3. Реакция на свет Apodemus flavicollis Melch.

I. Сравнение реакции у одних и тех же мышей днем и вечером (10 экз.).

II. Сравнение реакции самцов и самок (по 10 экз.)

Эти опыты говорят о том, что самки Apodemus flavicollis Melch. избегают яркого света в большей степени, чем самцы (средняя величина предпочитаемой освещенности для 10 самцов равна 119,5, а для 10 самок—109,0).

4. РЕАКЦИЯ НА СВЕТ МАЛОГО И КРАПЧАТОГО СУСЛИКОВ (CITELLUS PYGMAEUS PALL. И CITELLUS SUSLICUS GUELD.)

Опыты с суликами производились в период их активности от 10 до 16 часов. В этих опытах мы не пользовались альтернативным прибором, так как уже ориентировочные опыты показали, что столь резких отличий в реакции на свет, которая была отмечена для двух видов мышей, для сусликов установить не удается. Дальнейшие исследования, произведенные в градиент-приборе показали большое сходство в реакции двух видов сусликов на свет (рис. 4).

Суслики избегают как самого темного сектора прибора, так и наиболее светлых, ярко освещенных. Так как опыты производились в осенне-зимние месяцы (октябрь, ноябрь, декабрь), не исключена возможность, что эта сравнительно малая «светолюбивость» характерна именно для этого периода жизни сусликов, и дальнейшее суждение об абсолютных величинах предпочитаемых условий освещения следует отложить до проведения таких же наблюдений в весенне-летний сезон.

Для нас сейчас важны не эти абсолютные показатели, а сравнение характера реакции двух видов, который в основном весьма сходен. Средние величины интенсивности освешения, выбираемой грызунами этих двух видов, также очень близки. Так, например, для самок крапчатого суслика (Citellus suslicus Gueld) эта величина будет равна 119,7 люксам, а для самок малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.)—119 люксам (рис. 4).

Для установления половых отличий в реакции сусликов на свет было проведено так же как и в опытах с мышами сравнение реакции самцов и самок Citellus pygmaeus Pall. Средняя величина предпочитаемой интенсивности освещения для 10 самок (всего 500 отсчетов) равна 119 люксам, для самцов (500 отсчетов) — 133 люксам. Эти данные говорят о том, что характер реакции на свет у сусликов разного пола, так же как у желтогорлых мышей, отличен, самцы несколько более «светолюбивы», чем самки.

Рис. 4. Сравнение реакции на яркость освещения для самок Citellus suslica Gueld. (1) и C. pygmaeus Pall. (2) (по 10 экз. = 500 отсчетов для каждого вида)

5. ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

Произведенные опыты позволяют нам притти к ряду выводов. Первый вывод о резком отличии характера реакции на свет у Apodemus flavicollis и A. sulvaticus и, наоборот, о большом сходстве характера этой реакции у Citellus pygmaeus и C. suslicus говорит о том, что весьма близкие по своим морфологическим признакам два вида мышей по этой особенности отличаются резче, чем морфологически хорошо обособленные виды сусликов. Этот вывод позволяет нам предполагать, что отличия в условиях существования двух видов лесных мышей в отношении освещения более существенны, чем те же отличия двух видов сусликов.

Сравнивая данные по экологии этих двух пар видов, мы можем действительно сказать, что в то время как два вида сусликов, распространенные в соприкасающихся, но не находящих друг на друга ареалах, тем не менее представляют собой по целому ряду экологических признаков сходные формы; лесная и желтогорлая мыши хотя и встречаются совместно в одних и тех же районах, но ведут образ жизни, не сходный по ряду особенностей.

В частности, особенности, установленные в отношении реакции двух видов лесных мышей на свет, проявляются, повидимому, прежде всего в том, что Apodemus sulvaticus ведут строго ночной образ жизни и, наоборот, A. flavicollis могут появляться на поверхности земли и быть активными и днем. Приведенные Элтоном, Фордом и Бокером (1931) данные по A. sylvaticus говорят об этой особенности их цикла активности. По данным этих авторов, как в естественных условиях, так и в экспериментах по изучению активности лесных мышей, проведенных в лаборатории, эти зверьки начинали свою деятельность только после заката солнца и прекращали ее полностью после восхода. Лишь в ничтожном числе случаев удалось наблюдать лесных мышей активными днем.

По отношению к Apodemus flavicollis Melch. такого рода данных до сих пор не было собрано, но при проведении некоторых наблюдений в естественных условиях в окрестностях Петергофа (парк Биологического института) удалось установить, что этот вид грызунов весьма часто бывает активен днем, особенно в вечерние и утренние

часы. Наконец, автоматическая запись суточной деятельности этих грызунов в лаборатории, проведенная нами, также показала, что эти грызуны в течение дня периодически выходят из помещения, где они спят, кормятся и бегают по клетке[1].

Установив эту связь между относительным безразличием к изменению освещения и проявлением активности в дневные часы для Apodemus flavicollis Melch. и, наоборот, между «стенофотичностью» и строго ночным образом жизни A. sylvaticus L., мы можем с уверенностью говорить о том, что эта связь также определяет в основном стационарное распределение двух видов лесных мышей, хотя и довольно сложным и непрямым путем.

Особенность в стационарном распределении этих двух видов в районах, где они встречаются совместно, выражается в том, что A. flavicollis Melch. встречается почти исключительно в местообитаниях с древесной растительностью, в то время как A. sylvaticus L. также весьма часто заселяет поля, участки степи и другие биотопы, лишенные древесной растительности (Калабухов и Раевский, 1930, Пидопличка, 1930, Cuénot, 1936, Щеглова, 1938).

Приведем некоторые цифровые данные, иллюстрирующие эту закономерность.

Приведенный в табл. 4 материал был собран в результате регулярной ловли грызунов на различных местообитаниях автором этой статьи и В. В. Раевским в июле—сентябре 1925 и 1926 гг., но не был опубликован полностью в их статье (Калабухов и Раевский, 1930).

Таблица 4. Распределение Apodemus flavicollis Melch. и Apodemus sylvaticus L. на различных местообитаниях в Тарасовском районе летом 1925/26 гг. (VII—IX)

Вид грызуна	Apodemus flavicollis Melch.		Apodemus sylvaticus L.		Соотношение в % числа грызунов каждого вида к общему их числу	
Число мышей	абс.	в %	абс.	в %	Apodemus flavicollis Melch.	Apodemus sylvaticus L.
1. Лес	16		46		25,9	74,1
2. Большие «балки» с древесной растительностью	5	95,6	43	78,7	8,3	(91,6) 91,6
3. Маленькие «балки» с древесной растительностью	1		26		3,7	96,3
4. Стации, лишенные древесной растительности (степь, посевы между балками, сады, луг)	1	4,4	31	21,3	3,3	96,7
Всего	23	100	146	146		

Данные этой таблицы говорят о том, что в районе, где оба вида мышей встречаются совместно, относительная численность Apodemus flavicollis наиболее велика в настоящем лесу, резко уменьшается в больших балках с относительно небольшими деревьями и преимущественно кустарниковой растительностью и, наконец, сходит на-нет в маленьких балках и на открытых местообитаниях, совсем лишенных древесной и кустарниковой растительности.

В противоположность этому другой вид, Apodemus sylvaticus, обитает в открытых местообитаниях еще в значительном числе (табл. 4)

---

[1] Подробные данные о суточном цикле активности двух видов лесных мышей будут приведены в одном из следующих сообщений.

и иногда встречается в таких биотопах на расстоянии свыше нескольких километров от ближайших лесов, кустарников или садов (Калабухов и Раевский, 1930, Пидопличка, 1930, 1937, Кисляковский, 1935, Свириденко, 1936). В горных районах желтогорлая мышь также обычно заходит вверх лишь до зоны широколиственных лесов (высота 800—1 000 м над уровнем моря), в то время как A. sylvaticus встречается значительно выше в кустарниковой поросли лиственных пород (орешник, терн и др.) на высоте до 1 800—2 000 м (Свириденко, 1936, Калабухов, 1937а,б) или даже на пастбищах на расстоянии 1—2 км от ближайшей древесной растительности (Щеглова, 1938).

Как это не кажется парадоксальным, но эта относительная стенотопность A. flavicollis, повидимому, тесно связана с ее относительным безразличием к яркости освещения. И, наоборот, четко выраженный отрицательный фототропизм у A. sylvaticus делает возможным ее широкое распространение на открытых местообитаниях.

Повидимому, строго ночной образ жизни Apodemus sylvaticus L., связанный с отрицательной реакцией на свет, позволяет ей существовать на биотопах, лишенных древесной или даже кустарниковой растительности, служащей защитой грызунам от хищников.

Наоборот, Apodemus flavicollis Melch., которая вследствие своей относительной эурифотичности, появляется весьма часто из нор и днем, на местообитаниях, лишенных древесной растительности, легко делаются добычей дневных хищников. Тем самым относительная эурифотичность этого вида создает условия, в которых A. flavicollis Melch. делается объектом нападения не только ночных, но и дневных хищников, в то время как A. sylvaticus L. служит добычей только ночным видам.

Это резкое увеличение вероятности гибели от хищников на открытых пространствах для вида, активного как ночью, так и днем, особенно если учесть, что крупные размеры желтогорлой мыши делают ее вообще более доступной для хищников, чем A. sylvaticus (см. данные о поедании полевок разных размеров у Формозова, 1934), повидимому, определяет невозможность существования Apodemus flavicollis на местообитаниях, лишенных древесной растительности. Тот же фактор, возможно, определяет пределы распространения A. flavicollis в горы (см. выше), так как по ряду других экологических признаков этот вид мог бы обитать в высокогорных районах (Калабухов, 1937а). Исходя из этих данных, мы можем считать, что различие характера реакции на свет у лесной и желтогорлой мышей играет несомненную роль в их экологии как адаптивный признак. Установленные особенности, определяя отличия в суточном ритме активности и тем самым изменяя вероятность гибели от хищников, определяют распространение этих двух видов грызунов по биотопам, имеющим древесную растительность или лишенным этого относительного укрытия от хищников. На этом примере мы ясно видим, что то или иное отношение животного к факторам неживой среды может играть большую роль в процессе отбора не прямо и непосредственно, а путем довольно сложной, биоценотической связи. Автор этой статьи уже раньше подчеркивал сравнительно небольшой удельный вес прямого действия климатических факторов для колебаний численности грызунов (Калабухов, 1935б). Приведенные в настоящей статье факты также укрепляют эту точку зрения и позволяют еще с большей уверенностью возражать против упрощенных представлений о роли климатических факторов в жизни животных вообще и гомойотермных форм в особенности.

Переходя к данным, касающихся сусликов, следует считать, что, повидимому, одинаковый характер реакции на свет для этих видов говорит, что адаптивные особенности каждого из них не связаны

с различным отношением к этому фактору внешней среды, а определяются какими-то другими особенностями.

Если обратиться к имеющимся в литературе данным о суточном цикле жизни этих двух видов, то действительно следует притти к выводу о сходстве их поведения в течение суток. Любопытно отметить, что для обоих видов характерен также уход в норы в полуденные часы, когда яркость освещения достигает максимума. Быть может, в связи с этим стоит также факт избегания сусликами больших яркостей в градиент-приборе.

Полученный вывод о большом сходстве реакции на свет у двух видов сусликов, более отличных один от другого морфологически, чем лесные и желтогорлые мыши, для нас также очень важен, говоря о том, что не всегда экологические признаки близких форм могут отличаться более резко, чем изучаемые морфологические, как это было в случае с лесными мышами. Все эти выводы важны для дальнейших исследований в этом направлении.

В заключение, сравнивая данные, полученные для сусликов, с результатами опытов для лесных мышей, мы можем подчеркнуть также различный характер реакции этих двух пар близких видов на изменение интенсивности освещения. В то время как для лесных мышей обоих видов, являющихся ночными грызунами, все же наибольшая частота случаев соответствует наиболее темной части прибора и, наоборот, наименьшая приходится на светлую часть (рис. 2), для сусликов наблюдается оптимум в середине шкалы яркости.

ЛИТЕРАТУРА

1. Argyropulo A. J., Ztschr. Säugetierkunde, Bd. 4, L. 153—156, 1929.—2. Cuénot L., L'adaptation, G. Doin., 1—420, 1925.—3. Cuénot L., L'espèce, G. Doin. 175—177, 1936.—4. Elton Ch., Animal Ecology and evolution, Oxford, 1—96, 1930.—5. Elton Ch., Ford E. B. and Buker I. R., Proc. Zool. Soc. Lond., Part 3, p. 457—721, 1931.—6. Калабухов Н. И. и Раевский В. В., Изв. Сев.-Кавк. крайстазра, № 5, стр. 145, 1930—7. Калабухов Н. И., Докл. Акад. наук, II, 1, 82—85, 1935а.—8. Калабухов Н. И., Зоол. журн., т. XIV, в. 2, стр. 223—225, 1935б.—9. Калабухов Н. И. и Родионов В. М., Бюлл. Моск. о-ва исп. природы, XLV, 1, 22—31, 1936.—10. Калабухов Н. И., Зоол. журн., XVI, 3, 483—494, 1937.—11. Кистяковский А. Б., Материалы по распространению грызунов в степях Предкавказья, Ростов-Дон, стр. 192, 1935.—12. Кузнецов Б. А., Зоол. журн., т. XV, в. 1, стр. 126—127, 1936.—13. Пидопличка И. Г., Киевск. С. Г., Дослидна станция, в. 63, стр. 28—31.—14. Пидопличка И. Г., Зб. пр. З. М. Акад. наук УССР, т. 19, стр. 101—170.—15. Северцов С. А., Изв. Акад. наук СССР, Отд. мат. и ест. наук, стр. 895—944, 1936.—16. Свириденко П. А., Изв. Сев.-Кавк. стазра, № 3, стр. 125, 1927.—17. Свириденко П. А., Сборн. научно-иссл. ин-та зоол. МГУ, в. 3, стр. 96—107, 1936.—18. Щеглова А. И., Материалы по экологии лесных мышей (в печати), 1938,

ON ECOLOGICAL CHARACTER OF CLOSELY RELATED SPECIES OF RODENTS

1. THE PECULIARITIES OF THE REACTION OF WOOD-MICE (APODEMUS SYLVATICUS L. AND A. FLAVICOLLIS MELCH.) AND GROUND-SQUIRRELS (CITELLUS PYGMAEUS PALL. AND C. SUSLICUS GUELD.) TO THE INTENSITY OF ILLUMINATION

by N. Kalabukhov

Laboratory of Ecology, Biological Institute, Leningrad University

1. The author studied the reaction of two pairs of closely related species of rodents to a diverse intensity of illumination in an alternative and gradient apparatus (see fig. 1).

2. In comparing two species of wood-mice for the character indicated, the author succeeded to establish that while A. sylvaticus represents

a form possessing a strongly expressed negative reaction to light, A. flavicollis avoids bright illumination to a considerably lesser degree (see Table 2 and fig. 2).

3. The negative reaction to light of A. sylvaticus seems to determine a strictey nocturnal mode of life of that species (see Elton. Ford and Bucker, 1931). Conversely, a relative euryphoticity allows the above named species to show activity during the hours of the day as well, which was ascertained both in nature and under laboratory conditions.

4. A strictly nocturnal mode of life of A. sylvaticus determines in turn the apparent possibility of the spread of that species onto the habitats deprived of arboreal and even bush vegetation (see Table 4). At the reverse, a relative euryphoticity of A. flavicollis and the diurnal activity connected with it do not permit this species to colonise open habitats where they readily become a prey of day-predators (see Table 4).

5. In studying the reaction to light of two species of ground-squirrels (C. pygmaeus Pall. and C. suslicus Gueld) it was found impossible to establish any marked differences in the character of that reaction (see fig. 4).

6. The experiments performed served to show that males both of mice and ground-squirrels are more «photophilic» than females (see fig. 3 and pp. 14, 16).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 3

ЭКСПЕРИМЕНТЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПТИЦ

А. Н. Промптов

Из кафедры общей биологии II московского медицинского института

I. ВВЕДЕНИЕ. ЦЕЛИ РАБОТЫ

Каждый вид птиц, обитающий в характерных для него условиях, обнаруживает тончайшую экологическую адаптацию, т. е. согласованность своего поведения с особенностями местообитания, условиями питания и т. п. (1, 2, 5). Эта адаптация, несомненно, основывается на определенной конституции той или иной птицы, т. е. неразрывно связана с морфологическими и анатомическими особенностями, свойственными данному виду. Однако многообразие соотношений организма со средой обитания настолько велико, что ежеминутно организму природой предоставляется как бы «выбор» нескольких или даже многих возможных в данный момент вариантов поведения. И обычно в природных условиях птица очень быстро реагирует на внешние стимулы, ловко преследуя и схватывая замеченную добычу, спасаясь от врагов или находя благоприятные места обитания.

Детальные и многократные наблюдения над поведением различных видов в природе обнаруживают очень большое однообразие его (5). Этот шаблон или стереотип поведения, всегда очень характерный для каждого вида, в сходные моменты жизни повторяется с замечательной точностью у каждой особи вида и невольно перед наблюдателем встает вопрос о том, какова же природа этого стереотипного поведения. Являются ли эти повадки прирожденными или же они складываются у молодых птиц в результате подражания старым. Одними наблюдениями этот вопрос разрешить нельзя. Совершенно необходимо экспериментально поставить развивающийся молодняк в такие условия, чтобы исключить возможность научения и подражания старым особям д а н н о г о в и д а. Последующие наблюдения при этом позволили бы сделать некоторые выводы. Обмен яиц или маленьких птенцов у птиц различных видов может служить достаточным и довольно легко осуществимым методом изучения природы стереотипного поведения птиц. Кроме того, опыты подобного рода могут осветить и еще один интересный близкий вопрос — границы или широту экологической пластичности того или иного вида, т. е. биологически возможные для вида изменения условий вывода молодняка (местонахождение гнезда, состава пищи и т. п.). Если, например, зарянка (Erithacus rubecula), гнездящаяся обычно под гнилыми пнями сырого и довольно темного леса и выкармливающая свой молодняк мелкими ползающими насекомыми, слизняками и червями, успешно воспитает птенцов каких-нибудь мухоловок или славок — птиц, гнездящихся совсем в других условиях и питающихся значительно иной пищей, то подобный эксперимент покажет, что естественные, обычные условия гнездования и питания мухоловок или славок не являются для них е д и н с т в е н н о в о з м о ж н ы м и, что они обла-

дают довольно широкой экологической пластичностью. В таком случае естественная станция их обитания, очень шаблонное расположение гнезд, подбор пищи и вообще весь столь отчетливый **видовой комплекс** биологических моментов, связанных с размножением, не могут определяться лишь прирожденными свойствами данного вида, а должны зависеть и от чисто экологических, внешних факторов. В этом направлении открывается также интересная область для экспериментов.

Все эти соображения привели автора к постановке небольшой серии опытов, излагаемых в настоящей статье.

II. МЕТОД И МАТЕРИАЛ

Опыты были произведены в весенне-летний сезон 1937 г. Заключались они в обменном перемещении яиц (полной кладки) или птенцов разных видов воробьиных птиц. Несмотря на довольно большое число бывших под наблюдением гнезд (несколько десятков), лишь небольшую часть из них удалось использовать для опытов. Основным затруднением в этом отношении явилась разновременность сроков насиживания яиц или значительное расхождение возрастов птенцов в гнездах разных видов. Обмен яиц и особенно птенцов очень различного возраста, как было установлено еще ранее, почти всегда приводит к неудаче опыта. У птиц грубо нарушается последовательность в ходе всего цикла процессов воспитания потомства и в результате полученного шока они бросают гнезда.

Опыты пересадки яиц и птенцов были успешно произведены со следующими видами:

Зарянка (Erithacus rubecula L.).
Горихвостка (Phoenicurus phoenicurus L.).
Мухоловка-пеструшка (Muscicapa hypoleuca Pall.).
Мухоловка серая (Muscicapa striata Pall.).
Пеночка-весничка (Phylloscopus triochilus L.).
Пеночка-теньковка (Phylloscopus collybitus Vieill).
Конек лесной (Anthus trvialis L.).
Овсянка обыкновенная (Emberiza citrinella L.).

Работа производилась в Ленинградской области, близ станции Вырица Витебской железной дороги, в местности с преобладанием хвойных лесов.

III. КРАТКОЕ ИЗЛОЖЕНИЕ ОПЫТОВ И ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Опыт 1. Выкармливание птенцов зарянки (Erithacus rubecula L.) **серными мухоловками** (Muscicapa striata Pall.). Опыт начался 17.VI. Четыре слегка насиженные яйца зарянки (из гнезда в опыте 2) были подложены в гнездо серой мухоловки, устроенное в открытом ящичке на стене старой бани, на высоте 2 м. Под стеной — поросль крапивы, кругом открытый травяной луг, за ним в 50—60 м — лес. Из гнезда мухоловки взяты 4 яйца, которые самка уже начала насиживать. Подмена яиц прошла совершенно незамеченной: уже через 2—3 минуты спугнутая мухоловка вернулась и сразу же села на гнездо. Следует отметить, что яйца зарянки заметно крупнее яиц мухоловки (соответственная длина 21 и 17 мм) хотя и имеют довольно сходные буроватые пятнышки. В течение последующих 9 дней нормально шло насиживание. 26.VI поблизости от гнезда была замечена половинка скорлупки, вынесенной самкой, и при осмотре гнезда в нем оказалось 4 вылупившихся птенца. С этого дня гнездо было взято под детальное наблюдение при помощи бинокля (12х) и землемерного кипрегеля (30х). Привожу самые существенные данные. Первые дни самка подолгу сидела в гнезде, слетая с него, чтобы схватить по близости летящее над лугом насекомое. Шипенье и циканье птенцов, заметно отличные от крика птенцов-мухоловок, явно вызывали ответные тревожные позывы воспитателей. Самец-мухоловка подлетал к гнезду реже самки и часто отдавал корм ей, а не птенцам. Неоднократно можно было наблюдать скармливание птенцам бабочек, мух, мелких стрекоз и кузнечиков. Иногда синие крылья стрекозы-лютки некоторые время торчали из клюва какого-нибудь из птенцов. Несмотря на явно несоответствующий зарянкам корм, птенцы были все здоровы и хорошо развивались. Самка регулярно выносила в клюве помет птенцов[1] и ночевала в гнезде. Незадолго до вылета выводок был окольцован. Птенцы зарянок нормально покидают гнездо (расположенное всегда на земле или очень невысоко) еще с неотросшими рулевыми и очень короткими маховыми. Они не могут первые дни летать, но хорошо прыгают в лесном

---

[1] Это наблюдение имеет существенное значение, так как самка может вынести помет только совершенно здоровых птенцов, с нормальным пищеварением. У больных птенцов помет не имеет жировой пленки и растекается.

подседе на своих длинных сильных ногах. К 7.VII птенцы в гнезде мухоловки достигли этого критического возраста (12—13 дней) и рано утром выбросились из гнезда один за другим. При этом один из них сломал крыло (и вскоре погиб). Это стремление прочь из гнезда было выражено очень резко. Два раза выскочивший птенец подсаживался мной обратно в гнездо, но немедленно выскакивал из него, падал вниз в крапиву и прятался там. Мухоловки при этом обнаруживали большое беспокойство. Птенцы были оставлены на земле и в течение всего дня перебирались по скошенному лугу к большому лесу, начинавшемуся метрах в 50, за забором. Эта тяга к лесу была очень ясна: птенцы ясно видели лес и стремились к нему. Сделав несколько прыжков по покосу, птенец прятался в ямку, ужимался в ней и замирал совершенно неподвижно. Бурая с мелкими пестринками окраска делала его при этом совершенно незаметным и только периодическое тонкое попискивание выдавало его убежище. При приближении к птенцу мухоловки (особенно самка) начинали с тревожным криком порхать совсем близко. Через несколько часов три птенца добрались до лесного забора и здесь можно было наблюдать их кормление. Тонкие цикающие (типичные для зарянок) позывы птенцов были слышны в лесу за забором до поздней ночи когда мухоловки уже сели на ночлег. Следующий день, 8.VII, выводок держался в лесу неподалеку и можно было наблюдать, как птенцы прячутся под папоротником и у старых пней, как берут корм у своих воспитателей. На крик птенцов подлетела старая зарянка и была стремительно о т о г н а н а мухоловками. На третий день выводок ушел дальше в лес и наблюдения над ним оборвались, но 20.VII, через 12 дней в одну из ловушек была поймана молодая зарянка и (по номеру кольца) оказалась одной из трех воспитанных в этом опыте. Она наблюдалась и непосредственно перед поимкой и после выпуска и поведение ее было вполне т и п и ч н о для зарянок — те же отрывистые позывы, те же прыжки по земле, чередующиеся с поклонами — весь стереотип поведения вида был налицо, несмотря на то, что еще 12 дней назад это был беспомощный птенец-слеток, н и к о г д а не видавший и не слышавший взрослых птиц своего вида.

О п ы т 2. В ы к а р м л и в а н и е п т е н ц о в с е р о й м у х о л о в к и (Muscicapa striata Pall.) з а р я н к а м и (Erithacus rubecula L.). Опыт, частично совмещенный с первым. 17.VI в гнездо зарянки, расположенное в ямке под гнилым пнем в сыроватом смешанном лесу, близ группы елочек, были подложены 7 слегка насиженных яиц из двух гнезд серых мухоловок. Самка-зарянка в это время также начала насиживать и ее 4 яйца были использованы для первого опыта[1]. Самка очень осторожна, быстро с скакивала с гнезда и исчезала в ельнике, так что непосредственные наблюдения вначале были очень затруднены, но насиживание продолжалось и яйца развивались, несмотря на большую сырость в гнезде (особенно в дождливые дни). Перед выводом птенцов самка сидела очень крепко, выпархивая из гнезда только при приближении к нему почти вплотную. Вылупление всех семи птенцов произошло в один день, 26.VI, и с этого времени у гнезда производились наблюдения в сильный бинокль (через узкую искусственную просеку к гнезду от места засады). Вход в гнездо и почти все птенцы были хорошо видны. Хронометраж показал, что прилет с кормом старых птиц происходит почти ежеминутно, но корм в большинстве случаев такой мелкий, что в клюве птиц ничего не видно. Стремительно приближаясь к гнезду, самка или самец быстро давал корм в клюв наиболее активному из птенцов и тотчас же улетал. Помет выносился регулярно. Подросшие многочисленные птенцы вскоре так заполнили тесное гнездо, что некоторые сидели на других и на наружном краю. Позывы птенцов были типичные для мухоловок, но они тем не менее всегда вызывали ответную реакцию зарянок. Кроме того, протяжный и очень высокий свист зарянки, издаваемый ею обычно при беспокойстве, влиял на птенцов-мухоловок: они умолкали и ужимались теснее в гнезде. Вылет произошел 8.VII после большого ливня и не был прослежен, но еще накануне птенцы (при осмотре и кольцевании) имели вид, уже вполне готовый к вылету. В день вылета выводок наблюдался в сопровождении зарянок поблизости от гнезда (птенцы оживленно перепархивали), но уже на другой день был утерян, очевидно, успел быстро продвинуться дальше в лес.

О п ы т 3. В ы к а р м л и в а н и е п т е н ц о в м у х о л о в к и-п е с т р у ш к и (Muscicapa hypoleuca Pall.) г о р и х в о с т к а м и (Phoenicurus phoenicurus L.). Гнездо горихвостки находилось в довольно глубокой норе среди корней вывороченного пня в молодом кочковатом сосняке. 17.VI в гнезде были пересажены 4 едва начавшие оперяться (4—5 дней) птенца мухоловки-пеструшки, взятые из садовой искусственной дуплянки (см. опыт 4). У горихвостки в это время было семь трехдневных птенцов (немного моложе пересаженных). Ввиду закрытого положения гнезда наблюдения внутри его были невозможны. Однако поведение горихвосток ничем не отличалось от обычного при выкармливании. Птицы регулярно и часто кормили мухоловок, выносили их помет, сильно беспокоились при приближении к месту гнезда и его осмотре. Виза, произведенная на четвертый день после пересадки (21.VI), показала, что птенцы вполне здоровы, уже открыли глаза и сильно оперились. Все хорошо упитаны. При осмотре и кольцевании 25.VI они были уже почти оперены и пугливо забились в дальний угол гнездовой норы. 27—28.VI произошел вылет, кото-

[1] В этом гнезде зарянки было также яйцо кукушки, взятое для других опытов.

рый наблюдать не удалось (вероятно, рано утром). 28.VI гнездо и его ближайшие окрестности пустовали. 29.VI утром весь выводок был найден на расстоянии 300—400 м от гнезда, в редком сосняке недалеко от реки. Замечен он был по беспокойному крику горихвосток и пиканью птенцов-мухоловок. Все 4 птенца уже бойко перепархивали, преследуя горихвосток с просьбой корма. «Родители» здесь же охотились и часто кормили птенцов. После этого несколько дней выводок не был обнаружен. 3.VII, на расстоянии около ½ км от гнезда на лесной опушке были найдены 4 молодых мухоловки-пеструшки, самостоятельно, без старых птиц, охотившиеся за летающими насекомыми. Перепархивая, они быстро передвигались вдоль крайних деревьев и у одной птицы было ясно заметно кольцо на п р а в о й ножке. На эту ногу были окольцованы только птенцы данного опыта. Горихвосток поблизости уже не было. Замечательно, что повадки мухоловок при ловле насекомых были типичные— взлет, порханье в воздухе за добычей, щелканье клювом и т. п. После этого наблюдения птицы были потеряны.

Опыт 4. Выкармливание птенцов горихвостки (Phoenicurus phoenicurus L.) мухоловками-пеструшками (Muscicapa hypoleuca Pall.). В этом опыте, обменном с предыдущим, были пересажены также птенцы. Гнездо мухоловки-пеструшки было в искусственной дуплянке, висевшей на высоте около 5 м на ели в небольшом саду, окруженном лесом. В момент пересадки в гнезде были 4 птенца дней 4—5. 17.VI взамен их были пересажены семь трехдневных, еще слепых птенцов горихвостки. Самка продолжала их кормить, но вяло, а самец не кормил по нескольку часов (у пеструшек самцы вообще кормят значительно слабее самок). При осмотре 21.VI оказалось, что один из птенцов очень отстал и исхудал, тем не менее выжил и этот седьмой. 25.VI птенцы были окольцованы. Они уже готовы к вылету и громко кричат. Их хриплый крик, резко отличный от писка птенцов-мухоловок, нисколько не отпугивал пеструшек от гнезда. Интересно следующее наблюдение. Если я, подражая горихвостке, издавал около гнезда ее тревожный позыв, то птенцы в гнезде тотчас же замолкали, тогда как тревожное «пик-пик» мухоловок и другие звуки не останавливали их многоголосового голодного крика. 28.VI рано утром произошел вылет и все птенцы разлетелись по саду. С разных концов его слышались позывы слетков. Местопребывание четырех было обнаружено и несколько раз удалось наблюдать, как самка-пеструшка подлетала к ним и кормила (седьмого, отсталого, пришлось 2—3 раза подкармливать искусственно). К вечеру первого же дня обнаружился еще интересный момент: издали стали слышны позывы горихвосток, гнездившихся в соседней роще, и оказалось, что у них одновременно произошел вылет птенцов. Птенцы-выкормыши, слыша издали крик горихвосток и перекликаясь, стали перепархивать в том направлении. Весь день выводок держался еще в саду, пеструшки кормили его, но на следующее утро птенцы были найдены уже в соседней роще, вместе с выводком горихвосток. На попечении самца находились как опытные о к о л ь ц о в а н н ы е птенцы, так и не окольцованные, а в некотором отдалении беспокойно кричала самка с остальными (своими) птенцами, уводя их подальше. Так были быстро «отобраны» горихвостками птенцы-воспитанники мухоловок и не было сомнения, что этот сборный выводок благополучно дожил до самостоятельности. В этом опыте наглядно выступило природное тяготение птенцов к особям своего вида, а также большое значение несходства птенцовых позывов у обоих подопытных видов.

Опыт 5. Выкармливание птенцов пеночки-теньковки (Phylloscopus collybitus Vieill) пеночками-весничками (Phylloscopus trochilus L.). Этот опыт менее интересен, чем предыдущие, как по результатам, так и по биологическим соотношениям двух использованных близких видов. В гнездо пеночки-веснички, расположенное на земле в светлом смешанном лесу, были пересажены (15.VI) четыре 2—3-дневных птенца теньковки взамен трех приблизительно того же возраста[1]. В течение 10 дней обе веснички нормально выкармливали птенцов. 25.VI произошел вылет, но выводок был в этот же день потерян (откочевал из района гнезда). Одна интересная подробность: у весничек обычно наблюдается «отвод» от гнезда. Особенно энергично проделывает его самка, почти отдаваясь в руки. Птенцы при этом ужимаются в гнезде и сидят совсем тихо. У пеночек-теньковок «отвод» очень редок (по крайней мере по моим наблюдениям), но птенцы в гнезде обычно при прикосновении угрожающе шипят и дергаются. Так же вели себя и пересаженные. При осмотре гнезда самка-весничка металась около, а птенцы дружно шипели и дергались.

Опыт 6. Выкармливание птенцов пеночки-веснички (Phylloscopus trochilus L.) пеночками-теньковками (Phylloscopus collybitus Vieill.). Опыт, обменный с предыдущим. Пересажены 3 птенца веснички 2—3-дневного возраста. Гнездо было у основания ольхового куста, росшего на склоне межевой канавы у опушки елового леса. Воспитание прошло нормально в течение 10 дней, до вылета 25.VI, который проследить не удалось вследствие большого ливня. При осмотре гнезда с птенцами, самка, часто гревшая их в первые дни, быстро и молча слетала с гнезда и исчезала. Самец держался индиферентно на верхушке соседней ели и, повидимому, птенцов не кормил.

---

[1] В этом гнезде при насиживании было 4 яйца пеночки и пятое — кукушечье. После вывода кукушонок и 1 из птенцов-пеночек были взяты для других опытов.

Опыты 7—8. Обменная пересадка больших птенцов лесного конька (Anthus trivialis L.) и обыкновенной овсянки (Emberiza citrinella L.) Этот опыт, длившийся всего 2 суток, интересен в одном отношении: он показал, какое большое значение в стимуляции кормления имеет местонахождение птенцов (в гнезде). Три 10—11-дневных птенца лесного конька были переменены с четырьмя птенцами овсянки. Гнезда обоих видов были в довольно сходных условиях — на земле, около кочковатого края канавы в смешанном (сосново-березовом) мелколесье в 1/2 км одно от другого. Через день после пересадки было обнаружено, что гнездо лесного конька пропало (вероятно, было найдено и разорено детьми), а у овсянки произошел вылет птенцов-коньков. При приближении к месту гнезда самка-овсянка начала сильно беспокоиться и в клюве у нее был замечен корм. Через некоторое время из засады удалось наблюдать кормление птенца-конька, спрятавшегося неподалеку от гнезда, причем в это время рядом слышался писк других птенцов. Несомненно, что они исправно выкармливались в течение истекших 2 суток. Таким образом, даже почти готовые к вылету чужие птенцы вызывают инстинкт кормления у овсянки при условии их нахождения в привычном месте — в гнезде (при начале опыта), но следует отметить, что окраска и позывы птенцов-овсянок и коньков очень сходны.

Опыт 9. В гнездо серой мухоловки (Muscicapa striata Pall.), начавшей насиживание своих 5 яиц, были положены 3 яйца пеночки-теньковки (более мелкие). Самка быстро села на гнездо, насиживала день и одну ночь, а затем гнездо было брошено.

Опыт 10. В гнезде мухоловки-пеструшки (Muscicapa hypoleuca Pall.), расположенном в дупле липы, среди птенцов-пеструшек был успешно выкормлен один птенец серой мухоловки, подсаженный очень маленьким. После вылета он держался вместе со всем выводком.

IV. ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные немногие опыты, конечно, еще недостаточны для окончательного и ясного ответа на поставленные вначале вопросы[1]. Однако и проведенные пересадки вскрыли ряд интересных моментов. Почти во всех опытах можно было проследить, выявление характерных видовых повадок у птенцов, развивающихся без своих природных родителей. Особенно отчетливо эта прирожденная сторона выступила у зарянок, покинувших высоко расположенное гнездо серой мухоловки как раз в том возрасте, когда у зарянок нормально происходит выход с гнезда. У нелетающих еще птенцов отчетливо выявилась способность прятаться, а также тяготение к более темным местам лесного подседа (переселение по лугу в лес). При этом ясно можно было наблюдать «биологический разлад», который птенцы-зарянки внесли в жизнь мухоловок-воспитательниц, имеющих совсем иные повадки в отношении «слетков». Птенец, ставший уже самостоятельным и пойманный немного позднее, обнаружил все характерные повадки зарянок. Ни одной «мухоловочьей» черты поведения у него нельзя было заметить. Такая же прирожденность повадок выявилась и в поведении мухоловок-пеструшек, выкормленных горихвостками. Уже вскоре после вылета они обнаружили без всякого научения от взрослых все повадки, свойственные своему виду при добывании пищи. Присоединение подопытных птенцов-горихвосток (из гнезда мухоловок в опыте 4) к выводку горихвосток свидетельствует также о преобладании прирожденных стимулов в поведении молодых птиц.

Обнаружены факты и иного порядка. Можно утверждать, что у птиц-воспитателей рефлексы кормления стимулируются не только узко специфическим криком своих птенцов, но и позывами даже очень отличными. На топографической основе у выкармливающих птиц быстро устанавливается условный рефлекс на крик приемных птенцов и он настолько укрепляется за период кормления в гнезде, что и после вылета самка находит по крику своих выкормышей и кормит их. Даже столь резкие различия в позывах, как у слетков-

---

[1] Кстати, следует отметить почти полное отсутствие в литературе данных подобного рода (6).

горихвосток и сухоловок-пеструшек (в опытах 3 и 4), все же не помешали самке-пеструшке кормить вылетевших горихвосток (в день вылета) и горихвосткам кормить слетков-пеструшек. Птенцы особо реагируют на свои видовые позывы (опыт с горихвостками в дуплянке), но вместе с тем у них быстро устанавливаются условно-рефлекторные связи (в отношении источника питания) с позывами приемных родителей. Но птенцы не перенимают от них в порядке «научения» (как это обычно предполагается) повадок, определяющих характер полета, передвижения по земле или ветвям, способ преследования или схватывания добычи. Эти черты остаются видовыми, очевидно, потому, что неразрывно связаны с всей конституцией, строением птицы.

Опыты пересадки вместе с тем показали, что основные экологические условия развития молодняка, местоположение гнезда, характер корма и т. п. могут быть очень сильно изменены без заметного ущерба. Это отчетливо видно из опытов 1—2, где были обменены едва насиженные яйца зарянки и серой мухоловки-двух видов, принадлежащих к различным семействам и имеющих много глубоких отличий как в биологии вообще, так в частности и в расположении и устройстве гнезд и составе пищи. Яйца серой мухоловки, попав в условия сырого гнезда зарянки в гнилом пне среди влажного мха и древесной трухи, все же не погибли, а выведшиеся птенцы выжили (все 7) на корме зарянки. Птенцы зарянки вполне нормально развивались, получая от мухоловок в пищу бабочек, мелких стрекоз, кузнечиков и других насекомых открытых стаций, которые, вероятно, почти никогда не попадают в пищу птенцам зарянок (при стереотипных условиях их гнездования). Различия в отношении места гнездования и состава пищи птиц в прочих удачных опытах меньше, чем в опытах 1—2, но и там эта экологическая пластичность выявилась достаточно хорошо. Несомненно, что существующие в настоящее время у каждого вида характерные экологические тенденции, т. е, довольно стойкий «шаблон» в отношении гнездования в определенной стадии (вплоть до местоположения гнезда), выкармливания птенцов определенным подбором пищи и т. п.—не единственно возможные для него. Все эти моменты определяются главным образом внешними экологическими причинами (в первую очередь соотношениями различных биоценозов), а также видовой традицией, т. е. условно рефлекторными «навыками», устанавливающимися у отдельных особей под влиянием всей популяции, к которой они принадлежат. Вопрос о традиционном влиянии биологии всей популяции на отдельных (особенно молодых) особей и об экологическом расколе популяции при массовых нарушениях подобных влияний представляет большой, но уже особый, эволюционный интерес (3, 4, 7) и подлежит самостоятельному обсуждению в другом месте. В заключение хочется еще отметить, что опыты, подобные изложенным, проливают некоторый свет на биологию кукушек, птенцы которых успешно развиваются в гнездах большого числа воробьиных птиц. Наблюдения и опыты, проведенные над взаимоотношением этих птиц с кукушками, составляют материал особой работы, связанной с темой настоящего сообщения.

V. РЕЗЮМЕ

1. В работе излагаются результаты опытов пересадки яиц и птенцов восьми видов воробьиных птиц, поставленные с целью выяснения границ экологической пластичности отдельных видов и значения прирожденной стороны в формировании характерных повадок и движений.

2. Опыты показали, что условия развития яиц и птенцов могут быть очень изменены без заметного ущерба для птиц. Следовательно, в осуществлении «биологического шаблона» каждого вида (выбор биоценоза, место гнезда и т. п.) большое значение должны иметь экологические факторы и видовая традиция, а не узко ограниченные прирожденные склонности.

3. Опыты показали также, что в формировании характерных повадок (движений, полета) существенное значение, напротив, имеет прирожденная сторона, а «научение» (от родителей), может быть, совсем отсутствует, так как приемные птенцы не перенимают повадок от своих воспитателей.

4. Для успеха опытов обмена птенцов между очень далекими видами большое значение имеет сходство позывов слетков, в связи с чем у выкармливающих птиц более легко устанавливаются условно рефлекторные стимулы кормления.

5. Изучение затронутых вопросов имеет близкое отношение к эволюционной проблеме, так как изменения «биологического шаблона» у отдельных особей и затем у целой группы их должно приводить к экологической изоляции и облегчать дальнейшую дивергенцию популяций (3, 4).

ЛИТЕРАТУРА

1. Naumann, Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, Bd. 1—XII, Gera, 1905 u. folg.—2. Nicholson, How bird live, London, 1927.—3. Промптов, Зоол. журнал, т. XIII, в. 4, 1935.—4. Промптов, Биол. журнал, т. V, № 6, 1936.—5. Промптов, Птицы в природе, Учпедгиз, 1937.—6. Rensch B., Ornith. Monatsberichte, Bd. 33, 1925.—7. Станчинский, Труды Смоленского общества естествоиспытателей, т. 11, 1927.

EXPERIMENTS ON THE STUDY OF ECOLOGICAL PLASTICITY IN SOME SPECIES OF BIRDS

by A. N. Promptov

Departement of General Biology, IInd Medical School of Moscow

1. The present work states the results of experiments on the transfer of eggs and nestlings of light species of Passeriformes (Erithacus rubecula L., Phoenicurus phoenicurus L., Muscicapa hypolema Pall., Muscicapa striata Pall., Phylloscopus trochilus L., Phylloscopus collybitus Vieil., Anthus trivialis L., Emberiza citrinella L.), performed with the purpose of elucidating the limits of the ecological plasticity in different species as well as the significance of heredity in the formation of characteristic habits and movements.

2. The experiments have shown that the conditions of the egg and nestling development may be altered without any detriment to birds, E. rubecula, for instance, easily hatched and reared the young of M. striata Pall. Consequently, ecological factors and specific traditions are to be of more importance that instincte in the realisation of the biological features of each species (choice of the biocenose, nesting places, etc.).

3. Experiments on transferring nestlings diverse species have also shown that, in the formation of a typical behaviour (movements, flight, etc.), heredity is, on the contrary, of primary significance, while „learning“ from parents may be completely lacking, since adopted nestlings did not imitate any habits of their foster parents,

4. The study of the questions raised with regard to birds has a close relation to the evolutionary problem, for modifications of the biological features in populations must lead to an ecological isolation, facilitating thereby the population divergence (3, 4).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 3

ЗНАЧЕНИЕ МЕХОВОГО ПОКРОВА И РАЗМЕРОВ ТЕЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ ДЛЯ ТЕПЛООТДАЧИ И ИХ СТОЙКОСТИ К ДЕЙСТВИЮ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ

В. П. Бабенышев

Из лаборатории экологии Научно-исследовательского института зоологии МГУ[1]

I. ВВЕДЕНИЕ

Целый ряд явлений в жизни грызунов и других млекопитающих находится в тесной зависимости от действия солнечного света, температуры среды, влажности, осадков и других метеорологических факторов.

Если подойти конкретно к действию метеорологических условий на мелких млекопитающих, в частности, грызунов, то имеются многочисленные наблюдения в природе и экспериментальные данные, с убедительностью говорящие о том, что эти причины могут являться одним из главных факторов гибели мышевидных грызунов[2]. Температурные условия также оказывают сильное влияние на поведение грызунов[3].

При анализе действия неблагоприятных внешних условий, которые в одних случаях дают быструю смерть, в других изменения интенсивности биологических процессов, невольно возникает вопрос: какими особенностями обладают млекопитающие и в частности, грызуны, которые позволяют им в той или иной мере противостоять губительному влиянию внешней среды.

Примером, указывающим на существование этих особенностей (морфологических и физиологических), служат исследования Джиажа и Джелинео (1933, 1935), по стойкости различных видов грызунов к низким температурам, так же как и опубликованные недавно (1935) наблюдения Кучерука, Кротова, Рюмина, Соколова, показавшие, что мышь-малютка (Microtus minutys) и обыкновенная полевка (Microtus arvalis) более чувствительны к влиянию низкой температуры, вызывающей их гибель в условиях скирдов хлебных культур, чем полевая мышь—Apodemus agrarius.

Эти отличия в стойкости млекопитающих к внешним влияниям, связанным с колебанием температуры, зависят, в частности, от строения мехового покрова.

Различные виды грызунов имеют шерстный покров с определенным строением, влияющим на его теплопроводность. Главную роль в этом играют высота слоя меха, а также его густота (см., например, Церевитинов, 1935).

Кроме того, существуют различия в строении меха молодых и взрослых зверьков, оказывающие также большое влияние на теплоотдачу, так же как и смена меха по сезонам, связанная с периодической линькой (Кузнецов, 1932, Жарков, 1932).

Все эти особенности в строении мехового покрова разных животных имеют большое значение, защищая зверьков от влияния факторов внешней среды (низкая температура, ветер, влажность).

---

[1] Работа выполнена под руководством доц. Н. И. Калабухова.
[2] Свириденко (1934) и Стрельников (1933).
[3] Ралль (1931, 1935).

Большое влияние оказывают также некоторые другие моменты, в частности, размеры тела и величина его поверхности.

Хорошо известно, что у мелких животных отношение поверхности к объему (или весу) тела больше, чем у крупных. Вследствие этого мелкие животные теряют (на единицу веса или объема тела) больше тепла.

Таким образом, сочетание отличий в строении шерстяного покрова (или даже полное его отсутствие у новорожденных) и отличие в размерах определяют совершенно различную величину теплоотдачи для взрослых и молодых животных.

II. ЦЕЛИ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

В своих исследованиях я поставил целью изучение совокупного действия некоторых факторов внешней среды на различные виды грызунов с учетом их стойкости к этим действиям и ролью в этом мехового покрова.

Практически удачное разрешение этого вопроса предложено было английским физиологом Хиллом. Он применял для этой цели особого устройства спиртовой термометр, названный им кататермометром.

Учитывая поверхность резервуара кататермометра, можно рассчитать величину потери тепла от совокупного действия всех этих факторов на единицу поверхности резервуара. Очевидно, что если закрыть резервуар кататермометра шкуркой того или иного зверька, скорость охлаждения прибора будет прямо зависеть от теплопроводности шкурки. Таким образом, кататермометр, нагретый до температуры 38° и окруженный шкуркой зверька, является упрощенной физиологической моделью данного животного.

Работая в весенне-летние периоды (с 1.III по 15.IX.1935—1936 гг.), я имел возможность проводить свои исследования на пяти видах грызунов:

1. Лесная соня (Dyromys nitedula).
2. Лесная мышь (Apodemus sylvatisus).
3. Полевая мышь (Apodemus agrarius).
4. Полевка (Pitymys majori).
5. Суслик малый (Citellus pygmaeus).

Зверьки добывались в окрестностях Ворошиловска Краснодарского края.

При выборе этих именно видов я исходил из определенных биологических особенностей, которыми отличаются эти грызуны.

Dyromys nitedula и Citellus pygmaeus—животные, оба впадающие в спячку и имеющие густой меховой покров. Лесная соня отличается прежде всего своим ночным образом жизни, в то время как Citellus pygmaeus является чисто дневным видом, появляющимся на поверхности только после восхода солнца и уходящим в норы перед заходом. Кроме того, эти два вида отличаются по размерам своего тела, что, без сомнения, влияет на теплоотдачу. Лесная мышь (Apodemus sylvaticus) и полевая (Apodemus agrarius), в общем близкие по своему образу жизни виды, все же имеют целый ряд характерных отличий: Apodemus sylvaticus являются животными, предпочитающими лесные осыпи, обрывы, кустарники, которые обладают особым микроклиматом, сильнее нагреваются днем, медленнее остывают и сохраняют большую влажность. Apodemus agrarius не ограничиваются определенным местообитанием (лесом), а встречаются в самых разнообразных участках: степные (равнина, долина) поля, заросшие небольшим кустарником. Очень подвижной и деятельный зверек ведет как дневной, так и ночной образ жизни. Наконец, Pitymys majori является представителем, отличающимся от предыдущих видов по морфологическим и экологическим признакам группы полевок.

Методика работы заключалась в следующем: зверьки, пойманные в ловушку-жиловку, доставлялись в лабораторию, где и подвергались предварительному исследованию: измерение, взвешивание и определение объема тела; определение объема производилось вытеснением воды в мензурке (способ, примененный Калабуховым, 1935), затем снятая с животного шкурка очищалась от прилегающего к ней жирового слоя и мускулатуры, прикалывалась в растянутом виде на миллиметровой бумаге и тогда уже проводилось определение поверхности. После этого влажная шкурка высушивалась (при комнатной температуре воздуха 19—20°) и считалась готовой для применения опытов с прибором. Резервуар кататермометра погружался в воду, которую постепенно нагревали до +70°, пока расширяющийся спирт не поднимался

по трубке в верхнее расширение прибора, заполняя его приблизительно на треть. После этого на резервуар термометра, тщательно вытертый насухо, надевается заранее заготовленная сшитая мешочком (по форме нижнего расширения) шкурка, которая затем затягивалась сверху резиновым кольцом. Затем прибор остается для охлаждения при определенной температуре воздуха. С секундомером в руках мы замечаем момент, когда спирт из верхнего расширения переходит деление 38, после этого время отмечается второй раз, когда спиртовый столбик доходит до деления 35. Вычисляем, сколько секунд шло охлаждение прибора. Таким образом, с каждой шкуркой проделывается опыт три раза и вычисляется средняя скорость охлаждения. Произведя соответствующие вычисления (на основании данных, приложенных к кататермометру), мы затем определяли величину потери тепла кататермометром в милликалориях на 1 см² его поверхности в течение 1 секунды.

Таким образом, можно установить, сколько тепла при определенных метеорологических условиях теряет с 1 см² поверхности шкурка данного вида грызунов.

Так как величина теплоотдачи зависит от соотношения между поверхностью тела и массой (объемом), то отношения потери тепла всей поверхности к объему мы устанавливали так:

$$\frac{\text{милликалории} \times \text{см}^2 \text{ (поверхность)}}{\text{на объем в см}^3 \text{ (или вес тела в граммах)}}$$

III. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Индивидуальная изменчивость теплоотдачи

Прежде чем начать изучение теплоотдачи меха на единицу поверхности у различных видов, мы провели ряд определений по установлению вариаций теплоотдачи меха шкурки в пределах одного вида.

На 18 шкурках половозрелых зверьков Apodemus sylvaticus при температуре воздуха от +22 до +24° мы получили незначительные колебания величин теплоотдачи на единицу поверхности: от 2 до 2,35. Среднее 2,14.

Таблица 1

Apodemus sylvaticus

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	min	max	
2,12	2,10	2,12	2,10	2,03	2,28	2,25	2,35	2,17	2,24	2,17	2,09	2,06	2,02	2,13	2,12	2,00	2,20	2,00	2,35	2,14

Таблица 2

Температура воздуха	Dyromys nitedula				Pitymys majori				Apodemus sylvaticus				Apodemus agrarius	Citellus pygmaeus
	1	2	3	M	1	2	3	M	1	2	3	M		
—5°	6,4	7,0	6,6	6,6	9,7	10,7	10,8	10,4	7,9	8,8	8,1	8,2	8,7	8,1
0°	5,2	5,5	5,6	5,4	7,1	7,9	8,0	7,6	6,7	7,0	6,9	6,8	7,5	6,8
+14°	2,8	3,0	3,0	2,9	3,5	3,4	3,6	3,5	3,0	3,2	3,5	3,2	2,9	2,8
+18°	2,5	2,5	2,7	2,5	2,9	3,3	3,4	3,2	2,8	3,3	3,4	3,1	2,9	2,8
+33°	0,58	0,69	0,66	0,64	0,8	0,7	0,7	0,73	0,8	0,8	0,7	0,76	0,7	0,7
В процентах от теплоотдачи Dyromys nitedula														
— 5°	100				157				124,2				131,8	122,7
0°	100				140,7				120,5				138,8	125,9
+14°	100				120,6				110,3				100	96,5
+18°	100				120,8				120,4				116	112
+33°	100				114,6				118,6				109,3	109,3
Среднее для всех температур . . .	100				130,7				118,8				119,1	115,2

Вариация теплоотдачи меха шкурок половозрелых зверьков Dyromys nitedula и Pitymys majori также оказалась незначительной.

2. Теплопроводность меха разных видов при разной температуре среды

Результаты исследований по теплоотдаче разных видов при разной температуре сведены в табл. 2, в которой приведены данные исследований с 3 экземплярами: сони, полевки и лесной мыши и с 1 экземпляром полевой мыши и суслика.

3. Причины разной теплопроводности меха

Причиной, определяющей это различие величины теплоотдачи на единицу поверхности, является строение мехового покрова. Мех взрослых зверьков этих пяти видов характерен целым рядом существенных отличий. Наиболее густой волосяной покров у лесной сони Dyromys nitedula (густота на 1 см² равна 6 456, главную массу которого составляет подпушь меха). В расположении волос можно выделить две зоны: спинную сторону и брюшную. Спинная сторона: резко выраженный слой остевых волос с наличием мягкого как бы волокнистого подшерстка, составляющего рыхлую густую массу. Брюшная и части боковых сторон имеют исключительно слой подпуши без остевых волос. По форме можно различить: 1) извилистый и 2) прямой волос. Длина остевых волос лесной сони равна 0,9 мм.

Так как величина теплоотдачи, в частности, связана с толщиной слоя меха, в которой содержится воздух, являющийся плохим проводником тепла, мы можем, исходя из высоты волос, определять толщину этого слоя. Меховой покров лесной мыши Apodemus sylvaticus менее густой, чем у лесной сони. Густота волоса в 1 см² равна 5 502. Остевой волос более ярко выражен, высота его равна 0,6 мм, слой подпуши слабо развит. По форме мы различаем только прямой волос.

Полевая мышь Apodemus agrarius обладает наиболее жестким волосяным покровом из всех этих зверьков. Резко выраженный остевой слой равен по длине 0,7 мм. Густота волоса на 1 см² равна 3 904. Подпушь почти совершенно отсутствует. По форме волос исключительно прямой.

Волосяной покров кустарниковой полевки Pitymys majori резко отличается от покрова перечисленных грызунов вследствие наличия чрезвычайно низкого подпушного слоя (длина волоса равна 0,5 мм). Остевой волос почти отсутствует. Густота волоса на 1 см² равна 3 976. Волос имеет такую же структурную форму, как и у лесной сони: извилистую и прямую.

Мех малого суслика Citellus pygmaeus характеризуется сравнительно длинным остевым волосом (хребет) от 0,8 до 10 мм и незначительным слоем подпуши. Густота волоса на 1 см² равна 4 648.

Таблица 3

№ п/п	Виды	Число волос на 1 см²	Длина остевых волос	Длина подпуши в мм
1	Dyromys nitedula	6 456	0,7—0,8	0,5
2	Apodemus sylvaticus . . .	5 502	0,6—0,7	0,5
3	Apodemus agrarius	3 904	0,7—0,8	0,4
4	Pitymys majori	3 976	—	0,5
5	C. pygmaeus	4 648	0,8—1,00	—

Такая характеристика строения мехового покрова исследуемых животных показывает, что это морфологическое строение меха (длина, густота волос, форма), определяющее различную теплопроводность меха, не всегда изменяется параллельно с теплопроводностью. Так, например, количество волос у лесных мышей больше, чем у сусликов, поэтому лучше доверять непосредственным характеристикам теплопроводности, полученным нами выше.

4. Теплоотдача разных видов грызунов на единицу объема

Исследованные нами зверьки, как это уже было описано выше, отличны по своим размерам. В связи с этим отношение поверхности к объему у них весьма различно, поэтому величина теплоотдачи на единицу объема тела может отличаться у разных видов еще более сильно, чем при сравнении на единицу поверхности.

На основе приведенных выше данных по величине теплоотдачи меха на единицу поверхности (на 1 см²) при определенной температуре у различных видов мы установили эту величину потери тепла в милликалориях на 1 см³ объема тела в течение 1 секунды. Эта величина вычислялась путем умножения величины теплоотдачи на 1 см² (табл. 4 и 5) на поверхность тела и делением на объем.

Таблица 4

Температура воздуха	Dyromys nitedula				Pitymys majori				Apodemus sylvaticus				Apodemus agrarius	Citellus pygmaeus
	1	2	3	M	1	2	3	M	1	2	3	M		
— 5°	11,1	13,8	16	18,6	24,1	27,3	27,1	26,2	22,4	18,4	19,2	20	19,6	6,1
0°	8,9	10,7	13,6	11,6	17,6	20,1	20,5	19,4	15,4	14,6	15	15	16,8	5,2
+ 14°	4,8	5,8	7,3	5,9	8,6	8,6	9,1	8,7	6,9	6,7	8,3	7,3	6,5	2 1
+ 18°	4,4	4,8	6,6	5,2	7,2	8,4	8,6	8,0	6,2	6,9	8,0	7,3	6,6	2,1
+ 33°	0,99	1,3	1,6	1,26	2,0	1,8	1,8	1,88	1,84	1,6	1,6	1,6	1,58	0,53

В табл. 5 эти же данные приведены в процентах к величине (Dyromys nitedula) теплоотдачи для лесной сони.

Таблица 5

Температура воздуха	Dyromys nitedula (в %)	Pitymys majori (в %)	Apodemus sylvaticus (в %)	Apodemus agrarius (в %)	Citellus pygmaeus (в %)
— 5°	100	192	147	144,1	44,8
0°	100	167,2	120,3	144,8	44,8
+ 14°	100	147,4	123,7	110,1	35,6
+ 18°	100	150,3	140,3	126,7	40,3
+ 33°	100	140,8	126,9	125,4	42,0
	100	159,5	133,4	130,2	41,5

Приведенная таблица показывает, что величина теплоотдачи на единицу объема данных грызунов еще более различна. Так, например, взяв за 100% полученный результат для лесной сони Dyromys nitedula, выраженный в милликалориях и сравнив его с данными для остальных зверьков, мы видим, что наибольшая величина теплоотдачи всей поверхности к объему у Pitymys majori, затем у Apodemus sylvaticus, Apodemus agrarius, Dyromys nitedula и Citellus pygmaeus.

Отличия между двумя видами (A. sylvaticus и A. agrarius) сравнительно невелики.

Прежде всего мы наблюдаем влияние, которое оказывают на теплоотдачу размеры тела животного.

Если наименьшую величину теплоотдачи на единицу поверхности мы установили у Dyromys nitedula, то минимальную величину теплоотдачи на единицу объема тела наблюдаем уже не у лесной сони, а у Citellus pygmaeus самого крупного вида. Малый суслик Citellus pygmaeus (весом в 179 г), имеющий поверхность в 137 см² отдает при низких и более высоких температурах меньше тепла, чем лесная соня (весом в 31,5 г) с поверхностью шкурки в 54 см², несмотря на значительно лучший по качеству меховой покров. Так, например, при температуре — 5° Citellus pygmaeus имеет величину

теплоотдачи всей поверхности к объему в 6,1 милликалорий (в процентных отношениях 44,8), а Dyromys nitedula 13,6 милликалорий (100%).

При температуре +33° Citellus pygmaeus 0,58 милликалорий (42%), Dyromys nitedula 1,26 милликалорий (100%).

Мы видим, что отношение поверхности тела к объему оказывает большое влияние на величину теплоотдачи. Виды, имеющие одинаковые размеры тела (Apodemus agrarius, Apodemus sylvaticus), дают сходные результаты; сравнительно невелика разница в теплоотдаче, особенно при высокой температуре, по сравнению с ними у лесной сони Dyromys nitedula, а также у Pitymys majori. Для всех этих четырех видов мелких грызунов, близких по размеру, играет значение строение меха, на котором мы останавливались ранее. Насколько большее значение имеют размеры тела, мы можем судить по опытам изучения теплоотдачи у грызунов разного возраста.

Шкурки молодых лесных мышей Apodemus sylvaticus весом от 6,8 до 10 г при температуре от +22 до +24° отдают тепла на единицу поверхности (1 см^2) 2,34 милликалории и на единицу объема 6,65 милликалорий. При этой же температуре половозрелые мыши Apodemus sylvaticus весом от 16 до 21 г теряют на единицу поверхности 2,05 милликалории и на единицу объема 4,38 милликалории в 1 секунду.

Если взять полученные результаты по кустарниковой полевке Pitymys majori, которые при исследовании величин теплоотдачи отдают тепла больше всех других видов, то и здесь более резко выявляется различие в зависимости от размеров тела. Пять шкурок Pitymys majori весом от 6,4 до 11 г (при температуре от 22 до 24°) имели теплоотдачу на единицу поверхности 3,36 милликалории и на единицу объема 10,84 милликалорий. У взрослых этого же вида весом от 16,5 до 22,7 теплоотдачи на единицу поверхности 2,57, а на единицу объема 5,6 милликалорий. В данном случае молодые животные в два раза больше теряют тепла, чем взрослые зверьки этого вида.

Материал по лесным соням и полевым мышам разного возраста, собранный нами, недостаточен для того, чтобы установить точно эту разницу.

Вернемся снова к сравнению теплоотдачи у половозрелых зверьков при разной температуре. Величина теплоотдачи на единицу поверхности и объема при низкой температуре и высокой у исследованных зверьков резко отлична. Так, например, выражая величину теплоотдачи при температуре +33° за 100%, мы получим для разных видов следующее соотношение.

Таблица 6

Вид	Температура воздуха				
	33°	18°	14°	0°	5°
Pitymys majori	100	425,5	462,7	1 000,3	1 393,6
Apodemus sylvaticus	100	456,2	456,2	937,5	1 250,0
Apodemus agrarius	100	417,7	411,4	1 000,6	1 240,5
Dyromys nitedula	100	412,6	468,2	920,6	1 000,8
Citellns pygmaeus	100	396,2	396,2	981,1	1 150,9
Среднее	100%	421,6	438,8	968,2	1 271,6

Таким образом, при понижении температуры воздуха от +33 до −5° потеря тепла у разных видов увеличивается на 1 000,8—1 393,6% (в среднем 1 271).

При этом абсолютная величина теплоотдачи у видов с меньшей теплопроводностью шерстного покрова (лесная соня, малый суслик) возрастает меньше, чем у зверьков, подобных Pitymys majori или Apodemus sylvaticus. Следовательно, виды, теплопроводность меха которых минимальная, должны оказаться наиболее стойкими при действии всех неблагоприятных условий.

IV. ЗНАЧЕНИЕ ВЕЛИЧИНЫ ТЕПЛОПРОВОДНОСТИ МЕХА ДЛЯ СТОЙКОСТИ ГРЫЗУНОВ ПО ОТНОШЕНИЮ К ВНЕШНИМ УСЛОВИЯМ

Чтобы выяснить, как влияют эти особенности в теплопроводности меха исследованных видов на их стойкость к действию неблагоприятных внешних факторов, можно было провести или опыты охлаждения или перегревания. Но так как лесная соня (Dyromys nitedula) и малый суслик (Citellus pygmaeus) при охлаждении впадают в спячку, мы ограничились изучением их стойкости к перегреванию под действием солнечных лучей. Важно было установить, какой вид животных наиболее стоек к действию этого фактора.

Опыты по продолжительности выживания: лесной сони Dyromys nitedula, лесной мыши Apodemus sylvaticus, полевой мыши Apodemus agrarius и кустарниковой полевки Pitymys majori под действием солнечной радиации ставились нами при температуре от +40 до +48°, для малого суслика C. pygmaeus при температуре от +40 до +49°.

Общее количество и продолжительность выживания этих животных при действии солнечной радиации отражают таблицы 7 и 8.

Таблица 7

№ опыта	Дата	Вид	Вес в г	L	Объем в см³	Температура вначале	Температура в конце	Продолжительность выживания в минутах	в %
	1936								
1	28.VII	Pitymys majori	26,5	97	27	+40°	+42°	23	12,5
		Apodemus sylvaticus	22,7	91	25			120	65,9
		Dyromys nitedula	27,3	102	38			183	100
2	25.VIII	Pitymys majori	16,5	87	17	+43°	+45°	15	68,1
		Apodemus sylvaticus	13,2	81	15			19	86,3
		Dyromys nitedula	19,9	85	21			22	100
3	4.VIII	Pitymys majori	8,9	66	8,5	+44°	+47°	7	28
		Apodemus sylvaticus	10,9	76	13			10	40
		Dyromys nitedula	19	91	26			25	100
4	31.VII	Pitymys majori	11	78	13	+44°	+48°	16	23,1
		Apodemys sylvaticus	16,7	91	18			19	27,5
		Dyromys nitedula	17,2	82	23			69	100
		Apodemus agrarius	11,7	90	12			12	
5	26.VII	Pitymys majori	14,5	88	18	+45°	+47°	10	12,1
		Apodemus sylvaticus	13,7	89	16			13	15,8
		Dyromys nitedula	31 5	109	40			82	100
6	1.VIII	Pitymys majori	12,5	65	14	+45°	+48°	9	42,7
		Apodemus sylvaticus	18,2	93	19,5			14	66,6
		Dyromys nitedula	16,2	80	21			21	100
7	8.VIII	Apodemus sylvaticus	21,5	81	24	+42	+45°	24	
		» »	12,7	79	14			16	
		» »	20,2	93	23			21	
		» »	21,5	96	28			35	

Таблица 8

Дата	Вид	Вес в г	Объем в см³	Температура		Продолжительность выживания в мин.
				вначале	в конце	
26.V.1936	C. pygmaeus	96,5	100	+ 39°	+ 45°	138
	» »	76	98,5	+ 39°	+ 45°	109
	» »	83	99	+ 39°	+ 45°	147
7.VI	» »	199,5	249,5	+ 41°	+ 48°	492
8.VI	» »	123,4	101	+ 40°	+ 42°	188
	» »	124,5	123	+ 40°	+ 42°	169
	» »	130,5	199,5	+ 40°	+ 42°	233

Из данных, приведенных в таблицах, мы видим, что суслики наиболее стойки к действию солнечной радиации и погибают в минимальный срок—109 минут, в максимальный—233 минуты (в среднем через 147 минут). Значительно менее стойки к перегреванию по сравнению с сусликами другие зверьки.

Сроки, в течение которых они погибают, при этих условиях таковы.

Для кустарниковых полевок Pitymys majori (вес от 8 до 26,5 г) минимальное время 7 минут, максимальное 23 минуты (в среднем 11,6 минут).

Для лесных мышей Apodemus sylvaticus (вес от 20,9 до 22,7 г) минимальное время 10 минут, максимальное 120 минут (в среднем 32,5 минут).

Для лесных сонь Dyromys nitedula (вес от 16,2 до 31,5 г) минимальное время 21 минута, максимальное 183 минуты (в среднем 67 минут).

Необходимо отметить, что молодые зверьки более подвержены губительному действию солнечных лучей. Продолжительность их выживания значительно меньше, чем взрослых, указанные минимальные сроки приходятся главным образом на молодых (табл. 7).

Проведенные нами опыты по определению продолжительности выживания животных на солнце с большой убедительностью доказывают точность полученных ранее разультатов по изучению теплопроводности меха и теплоотдачи тела грызунов разных видов. Эти результаты позволяют думать, что виды, теплоотдача тела которых (на единицу объема) наименьшая, являются наиболее стойкими также и к действию других неблагоприятных внешних факторов, вызывающих охлаждение или перегревание организма.

ЛИТЕРАТУРА

1. Виноградов Б. С., Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов СССР, 1934. — 2. Винокуров П. Д., Практический курс техники лабораторных и инструментальных санитарно-гигиенических исследований. Биомедгиз, 1934.— 3. Celineo S., Ann d. Phys., X, 5.— 4. Джииа и Джелинео, Српска Кралевска академиiа Глас. CLXVI, први разред 82 Б. прiуридк. вид., 1935.— 5. Ciaja J. et Celineo S., Arch. Inter. Phys., vol. XXXVII.—6. Кашкаров Д. Н., Вопросы экологии и биоценологии, 1934.— 7. Калабухов Н. И., Зоологический журнал, т. XIV, в. 1, 1935.—8. Кузнецов Б. А., Товароведение пушномехового сырья СССР. Издание Союзпушнины, 1932.— 9. Кучерук, Кротов, Рюмин, Соколов, Бюллет. Московск. об-ва испыт. природы, отд. биологии, т. XLIV (7—8), 1935.—10. Prenglowitz R., Vogeln. Zool. Jahrbuch, 64, 1933.— 11. Ралль Ю. М., Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии, т. XIV, в. 2, 1935.— 12. Свириденко П. А., Труды по защите растений, серия IV, в. 3, 1924.— 13. Стрельников И. Д., Сборник ВИЗР, № 7, 14, 1933.— 14. Церевитинов Ф., Бюллетень ЦНИЛ Союзмехпрома, 1935.— 15. Жаров И. В., Работы Волжско-Камской биологической станции, в. 1, 1932.

HEAT LOSS OF DIFFERENT SPECIES OF RODENTS IN RELATION TO THE CONDUCTION OF THEIR FUR AND THE SIZE OF THEIR BODY AND THEIR RESISTANCE AS REGARDS CLIMATIC FACTORS

by V. Babenyscheff

Laboratory of Ecology, Institute of Zoology, Moscow University, and North Caucasus Plague Prevention Station

1. The author has determined the heat conduction of fur in a series of rodents by means of Hill's katathermometer. Dried skins of rodents were sewn together in the shape of covers adapted to the size of the katathermometer bulb, tightly fitting it. After this the rapidity of cooling was determined and a calculation was made in millicalories of the heat loss.

Three determinations ware made with the skin of each rodent at the same temperature. The experiments were conducted at different temperature from—5° to +33°. The following species of rodents were investigated 1) forest dormouse Dyromys nitedula, 2) forest mouse—Apodemus sylvaticus, 3) field mouse—Apodemus agrarius, 4) shrub vole—Pitymys majori and 5) ground squirrel—Citellus pygmaeus.

2. It has been found that every species is charactarized by a definite conduction value (in millicalories per 1 cm^2 of body surface) which varies insignificantly in different specimens of the given species. The lowest heat conductivity is presented by Dyromys nitedula, and the highest by Pitymys majori the other species occupying an intermediate position.

3. The difference in heat conduction is determined by the properties of the fur (length of the hair, its structure, density etc.). The presence of a denser fur in Dyromys nitedula leads to a better conservation of heat than in A. agrarius, A. sylvaticus and P. majori, at a low as well as at a high temperature of the surrounding atmosphere.

4. The heat condition per unit of body volume, viz. 1. c. c varies sharply according not only to the difference of the fur properties, but also to that in the size of the body of the animals studied. Taking the heat conduction value per unit of body volume in D. nitedula for 100%, we obtain for other species the following figures:

Citellus pygmaeus 44.8%, Apodemus agrarius 144.1%, Apodemus sylvaticus 147.1%, Pitymys majori 192%.

5. There exists a correlation between the heat conduction and the size of the body of different age groups within the same species. For instance, young specimens of P. majori, weighing 6.4—11 gr. loose 93.5% more heat that adult animals weighing 16.5—22.7 gr., young A. sylvaticus of a weight from 6.8—10 gr. loose 15% more heat per unit body volume, than adult animals weighing from 16—21 gr.

6. This difference in the loss of heat connected with the heat conduction of the fur and the size of body of the rodents influence their resistance to the action of various climatic factors, which produce a cooling of the organism (low temperature, humidity, wind, rain and snow), an well as its overheating (high temperature and solar radiation).

In special experiments with an overheating of adult animals by their exposure to the rays of the sun, the author has found that the longest resistance and survival is presented by Citellus pygmaeus, from 109 to 233 minutes[1]; next comes the field mouse and forest mouse (A. agrarius and A. sylvaticus), from 10 to 120 minutes. The least resistant is that of P. majori, who survives from 9 to 16 minutes. This shows that effectually the intensity of on overheating of the animals by the rays of the sun, depends in the same way from the heat conductibility of their fur and the size of their body, as their heat loss determined by of the katathermometer.

[1] Then the forest dormouse (Dyromus nitedula) from 21 to 183 minutes.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII — 1938 — ВЫП. 3

СУТОЧНЫЙ ЦИКЛ АКТИВНОСТИ RANA TEMPORARIA TEMPORARIA L.

П. В. Терентьев

Из кафедры экологии позвоночных животных Ленинградского государственного университета

1. В небольшой работе Лаптева (1) имеются указания на важность сведений об «активности вида» для научной постановки количественного учета животных. Ниже описывается попытка выявления суточного цикла активности Rana temporaria temporaria. Основные данные были собраны мной и студентом Н. С. Ключник в заповедном парке Петергофского биологического института под Ленинградом.

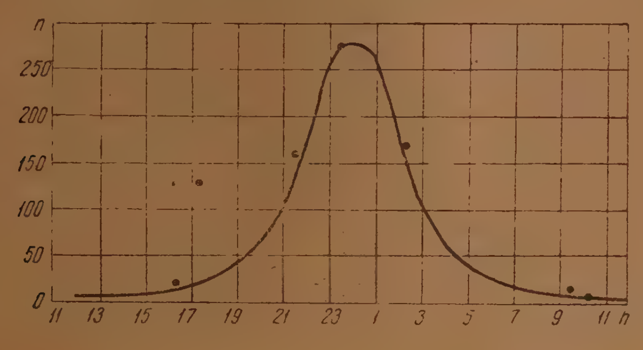


Рис. 1

Дополнительные наблюдения были по моей просьбе произведены Б. А. Красавцевым в окрестностях Владимира. Означенным лицам приношу мою искреннюю благодарность.

2. Путем ряда проб я пришел к убеждению, что человек среднего зрения и внимательности наилучшим образом замечает наземную лягушку, если он идет, глядя примерно на три шага впереди себя. За ширину обследуемой полосы удобнее всего принять максимальное расстояние между кончиками пальцев, разведенных в стороны рук наблюдателя. Таким образом, наблюдатель находится всегда по середине учитываемой полосы и в случае сомнения легко может установить, подлежит ли сомнительный экземпляр учету, подняв соответственно правую или левую руку. Для выявления суточного цикла важнее относительное, а не абсолютное число экземпляров, поэтому я вел свои первые наблюдения по дорожкам парка, где возможности учета выше, чем в траве. Был составлен стандартный «большой» маршрут длиной в 3 478 м. Размах моих рук 177 см. «Большой» маршрут охватывал кольцом всю основную массу парка, проходя через разнообразные станции, описание которых дано Бушем (2). Понятие о климате места можно получить из отчета метеорологической станции института (3), в частности, на стр. 224—233. Погода во время моих экскурсий была тихая, сухая.

Только одна экскурсия (27.VI.1935) была совершена тотчас после прекращения грозы с ливнем. В промежуток между 24.VI и 1.VII. 1935 мной было сделано 8 экскурсий по указанному маршруту в разное время суток. Полученные данные нанесены на диаграмму (рис. 1), где по оси абсцисс отложено время экскурсии, а ось ординат дает число встреченных за всю экскурсию экземпляров. Время принято с начальной точкой отсчета в полночь. Точка, лежащая вверх и влево от пунктирной кривой, принадлежит вышеупомянутой экскурсии от 27.VI.1935, показывая влияние погоды на суточный цикл.

В целях контроля студент Ключник произвел ряд экскурсий по «малому» (длина 1 097 м) маршруту вдоль берега ручья, протекающего по территории парка. Размах его рук 160 см. С 25.VI.1935 по 23.VII.1935 им было совершено 29 экскурсий в разное время суток. Нанесение его данных на диаграмму (рис. 2) дает не менее яркую картину суточного цикла, на этот раз несколько асимметричного.

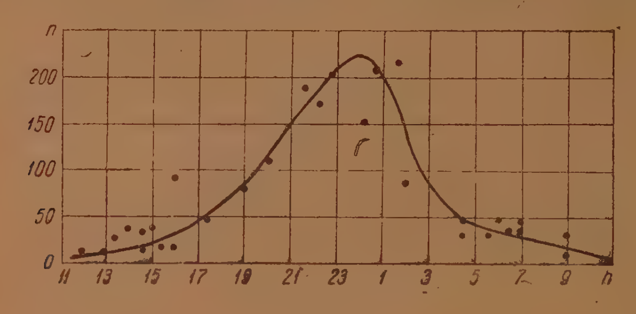


Рис. 2

3. С целью получения более точных данных мной был организован одновременный подсчет лягушек в парке силами студентов-зоологов по 7 маршрутам, взаимно пересекающимся наподобие сетки. Операция эта была повторена 5 раз. Принимая за площадь обследуемой полосы произведение ее длины на размах рук наблюдателя, получаем такие средние взвешенные значения плотности (числа экземпляров) на каждый ар:

Дата:	9.VII.1935	11.VII.1935			17.II.1935
Часы:	12 30′	12	15	20	24
Плотность	1.00	027	0.57	0.41	2,97

Принимая максимальную ординату за основу, выражая в процентах к ней все ранее добытые сведения и интерполируя их, можем получить суточный ход «коэфициента активности». В сухую летнюю погоду для дорожек парка Петергофского института он будет таков:

Часы суток	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24
Процент активности	100	66	25	11	5	2	2	2	7	11	23	62	100

Наличие подобных сведений делает совершенно излишним практически очень неудобный принцип, защищаемый Андрушко (4): «Учет того или иного вида рептилий необходимо производить в те часы дня или ночи, когда особи этого вида появляются на поверхности земли в наибольшем количестве и когда они наиболее активны» (стр. 162). Мне кажется, что для серьезного обследования необходимо произвести рекогносцировочные экскурсии по вышеописанному методу «стандартного маршрута», а после того, как кривая изменяемости коэфициента активности более или менее выяснена,

можно производить учет в любое время, вводя поправки по кривой суточной активности.

Численность населения Rana temporaria temporaria для парка Петергофского института (площадь 6 311 ар) в 1935 г. может быть принята равной 2.97×6 311=18 744 экземплярам.

4. Каковы причины, вызывающие суточный цикл? Здесь возможны два объяснения: или животные проводят часть суток в покое — или имеется миграция из одних стаций в другие.

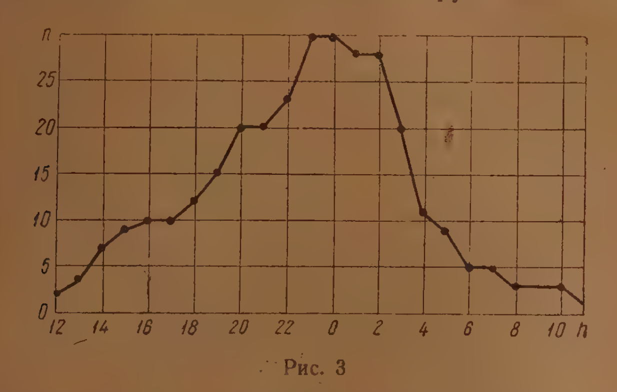


Рис. 3

В работах Szymanski (5,6) выяснилось, что лягушки (Rana graeca, Hyla) принадлежат к «полифазным животным», т. е. не имеют цельного длительного периода сна. Значит первое предположение мало вероятно.

Условия Петергофа оказались мало благоприятными для выявления роли миграции, так как здесь экологические условия разных стаций недостаточно резко разнятся, поэтому Б. А. Красавцев по

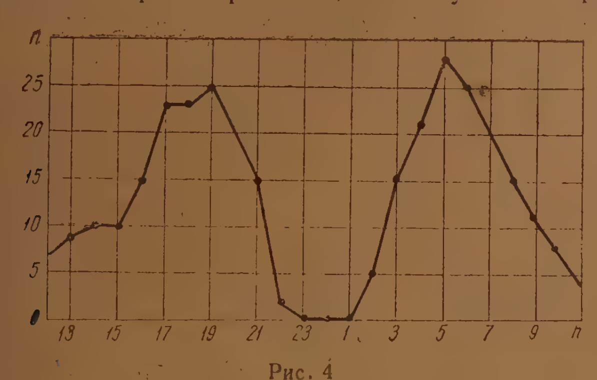


Рис. 4

моей просьбе любезно произвел ряд наблюдений в окрестностях Владимира. Способ учета был такой же, как у меня. Размах рук Красавцева 179 см. Первая полоса обследования длиной в 150 м проходила через сухой водораздельный луг — выгон с редкими соснами и осинами по краям. Почва супесчаная. Наблюдения при ровной яркой сухой погоде дали материал, изображенный на рис. 3. Параллельно наблюдения на другом маршруте таких же размеров велись на соседнем мокром осиннике с болотистой почвой. Получилась кривая рис. 4. Минимум этой кривой отвечает максимуму предшествовавшей. Принимая во внимание одновременность наблюдений на обеих стациях (с полдня 22.VII.1935 по полдень 23.VII.1935),

следует заключить, что лягушки на ночь перекочевывают на сухой выгон, а жаркое время проводят в сырой стации.

Подсчет Красавцева на том же мокром осиннике в пасмурный день с дождем дал кривую рис. 5. Здесь видно, как лягушки задерживались в поле дольше обыкновенного.

Окончательное подтверждение или опровержение высказанных здесь предположений может быть получено от наблюдения за меченными лягушками по методу Breder (7). По его данным, в среднем 43% помеченных экземпляров возвращались на первоначальные ме-

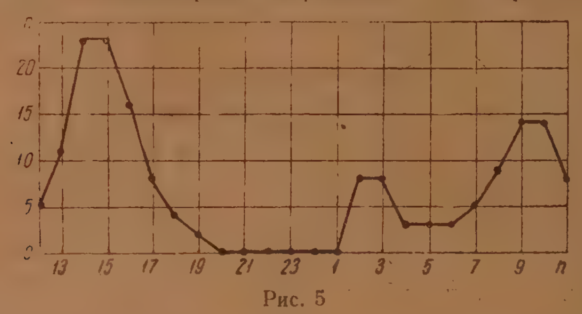


Рис. 5

ста. Мной был помечен и выпущен в парк Петергофского института 231 экземпляр Rana temporaria L. Вновь наблюдалось мной всего 25 экземпляров, т. е. 11% выпущенных. Большинство (56%) всех вновь обнаруженных экземпляров были мной найдены на местах выпуска или в нескольких шагах от них, но 20% совершили более или менее значительные путешествия, причем один экземпляр не только ушел за 125 м, но и перешел на другой берег ручья.

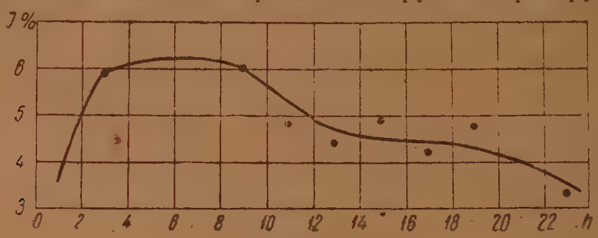


Рис. 6

5. Летом 1936 г. я произвел взвешивание и вскрытие 106 экземпляров Rana temporaria L., пойманных в парке Петергофского института. На каждом экземпляре делались немедленно после поимки следующие промеры: L—длина тела от кончика морды до анального отверстия в миллиметрах; P—общий вес всего животного в граммах; P_n—вес содержимого желудка (в сыром виде) в граммах. Исходя из этих величин, вычислялся индекс наполненности желудка:

$$= \frac{100\,P_n}{P - P_n}\,\%.$$

Интересно, что индекс этот ни в одном случае не равнялся нулю. Практически он колебался от 0,7 до 16,4% при среднем арифметическом $4{,}68 \pm 0{,}19\%$ и квадратическом уклонении $\pm 2{,}93 \pm 0{,}14\%$. Пол лягушек, повидимому, не оказывает на него никакого влияния, так как вычисление соответствующего коэфициента бисериальной корреляции дало $-0{,}04 \pm 0{,}10$. Влияние возраста очень слабое, так как корреляционное отношение индекса наполненности желудка

к длине тела дало 0,18±0,06; уравнение регрессии может быть в первом приближении принято: L%=4,687—0,00089.

Расположив данные средних значения индексов наполнения желудка по времени суток поимки экземпляров (рис. 6), наблюдаем постепенное падение в течение дня, достигающее максимума к ночи. Видимо, голод есть один из факторов, заставляющих лягушку быть особенно активной в ночное время. Однако уже к 8 часам ночи желудки наполняются почти доотказа, и наступает стадия сперва замедленного, а потом более ускоренного опорожнения желудка от пищи.

Выводы из изложенного могут быть резюмированы так:

1. Наряду с годичным циклом Rana temporaria temporaria L. имеет, видимо, хорошо выраженный в данной стации суточный цикл активности. 2. Суточный цикл активности есть функция нескольких переменных. 3. В основном объяснение суточных изменений встречаемости лежит в наличии суточных миграций. 4. Прием пищи в естественных условиях лежит в основе суточных изменений встречаемости; ночной максимум активности на сухих стациях совпадает с наименьшей наполненностью желудка пищей. Начиная примерно с 3 часов ночи впредь до нового вечера, идет лишь переваривание. 5. Количественный учет может быть производим почти в любое время суток, но только после предварительного выяснения характера суточного цикла коэфициента активности интересующего вида в данном месте и при данных условиях погоды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лаптев М. К., Труды Сагу, серия VIII, в. XI, 1930.—2. Буш Н. А., Труды Петергофского естественно-научного института, № 3, 1926.—3. Труды Петергофского естественно-научного института, № 7, 1930: 33.—4. Андрушко А. М., Вопросы экологии и биоценологии, № 3, 1936.—5. Szymanski J. S., Pflüger's Archiv für Physiologie, Bd. 158, H. 6—8.—6. Szymanski J. S., Biologisches Zentralblatt., Bd. 36, № 11/12, 1916.—7. Breder C. M., Zoologica, v. IX, № 3, 1927.

THE DAILY ACTIVITY CYCLE OF RANA TEMPORARIA TEMPORARIA L.

by P. V. Terentiev

Departement of Vertebrate Ecology, University of Leningrad

In the course of the years 1935—1936, the author was studying the daily activity cycle of Rana temporaria temporaria in the vicinity of Leningrad. B. A. Krasavtsev's observations near Vladimir are also used in the present work.

As a result, the following theses are advanced:

1. Side by side with its annual cycle, R. temporaria shows a well marked daily cycle of activity: in dry or moderately humid weather the number of recorded frogs reached its maximum between 10 and 12 p. m. (figs. 1, 2, 3).

2. The daily activity cycle depends upon several factors, in particular that of climate and weather. In places with increased humidity or during rain, considerable distortions of the normal picture may be observed.

3. In all essentials the daily cycles depend upon daily migrations.

4. Feeding is connected with the daily cycle; the night maximum of activity coincides with the time when the stomach is least filled with food (fig. 6).

5. The census of the frog population may be carried out during any period of the day, but only after elucidating the daily activity cycle of the species considered in a given place and under certain conditions of the weather.

РЕЦЕНЗИИ

Макаров В. В. Anomura, «Фауна СССР», Ракообразные, т. X, в. 3, 324 стр., I—V таблиц, 1938.

Очередной выпуск серии фундаментальных монографий по фауне СССР, публикуемых Зоологическим институтом Академии наук, посвящен большой и интересной группе десятиногих ракообразных — так называемым среднехвостовым ракам — Anomura. В русской литературе, вообще довольно бедной карцинологическими монографиями, столь обширная работа по морским Decapoda появляется после продолжительного перерыва (последняя работа такого типа, принадлежащая Бражникову, появилась в 1907 г.). Значение работы Макарова усугубляется еще тем обстоятельством, что изучение группы Anomura, помимо большого теоретического интереса, важно и в хозяйственном отношении, так как к Anomura относятся виды, являющиеся важными промысловыми объектами,—так называемые «камчатские крабы» (Paralithodes).

Рецензируемая книга, как и все предыдущие выпуски «Фауны СССР», распадается на две части—введение и специальную часть. Во введении приводятся данные по морфологии, анатомии, биологии, филогении и хозяйственному значению группы. Для семейства Paguridae составлено отдельное введение. Специальная часть заключает описания 4 надсемейств, 8 семейств, 32 родов и 88 видов, а также таблицы для определения всех этих таксономических единиц. Почти весь материал, послуживший для составления этой части, оригинальный, очень небольшая часть диагнозов заимствована из литературы. Введение, наоборот, представляет собой по преимуществу сводку литературных данных. Исключение составляет раздел, посвященный географическому распространению Anomura СССР. Здесь автор характеризует фауну всех морей СССР и в заключение предлагает гипотезу, объясняющую современное распространение Anomura (без Paguridae) в мировом океане. Судя по богатству формами и присутствию примитивных видов, центром распространения изученной группы является восточная часть северной половины Тихого океана, откуда шло расселение в западную часть Тихого океана вдоль Курильской гряды, в Северную половину Атлантики вдоль северных побережий Америки и в южную половину Атлантики в обход Южной Америки. Эта гипотеза, аргументированная целым рядом фактов и совпадающая в основных чертах со взглядами других исследователей (Дьяконов, Broch, Гурьянова) на распространение многих донных животных, значительно исправляет старые воззрения Bouvier и представляется достаточно убедительной. К сожалению, по непонятным причинам автор не осветил аналогичную проблему в отношении Paguridae. Здесь уместно также отметить примененный автором удачный метод графического изображения зоогеографического состава фауны, заимствованный из работ по количественному учету бентоса Зенкевича (площадь круга пропорциональна числу видов, секторами изображаются разные географические группы).

Однако далеко не все разделы введения равноценны разобранному. Серьезные возражения может вызвать раздел, посвященный филогении. Автор использует исключительно сравнительно-морфологические данные, совершенно игнорируя значительный палеонтологический материал. Раздел начинается категорическим утверждением, не подкрепленным ни одним фактом: «Исходной для всех Anomura является группа Astacura....». Между тем, согласно последним палеонтологическим исследованиям, эти группы принадлежат к разным подотрядам и ничего общего друг с другом не имеют; выводить одну из другой нет никаких оснований (Beurlen und Glaessner, 1930). Трудно признать в какой-нибудь степени вероятным предполагаемое происхождение Hippidea прямо от Astacura. Навряд ли схема филогенетических отношений Anomura (стр. 21) может иметь какое-нибудь научное значение. Посвятив этому вопросу всего несколько строк, автор переходит далее к подробному анализу филогенетических отношений Lithodidae и Paguridae, не прибавляя ничего существенного ко взглядам Boas и Bouvier. Вероятно, таким несколько свободным обращением с филогенией объясняется возрождение давно отброшенной таксономической единицы—подотряда Anomura, представляющего собой, несомненно, искусственную группировку, как это показал еще Boas (1880) и как это принято всеми последующими исследователями. Действительно, судя по палеонтологическим данным, Galatheidea имеют общего предка с крабами, Thalassinidea и Paguridea с креветками.

Отдельные ошибки и пропуски, допущенные в других разделах введения, гораздо менее значительны. Неверно, например, что Paralithodes brevipes является объектом промысла (стр. 36). Пропущены интересные сравнительно-анатомические

данные о строении «печени» у различных родов Paguridae (Pierre, 1935), о строении глаз Pagurus (Sjorgen, 1934) и т. д. Ни слова не сказано об автотомии и регенерации у раков-отшельников, несмотря на довольно значительный литературный материал по этим вопросам.

Язык работы в общем удовлетворительный, если не считать нескольких непомерно тяжелых или неудачных фраз. Так, например: «Своеобразным укрытием обладает Paguropsis typica, который держит над собой в виде капюшона актинию из рода Mamilifera, для каковой цели особенно преобразованы его уроподы и последние перейоподы» (стр. 148) или: «вид не очень волосатый» (стр. 83). Местами автор неожиданно допускает поэтические вольности, также не всегда удачные: «...животные... становятся игрушкой в руках (?) волн» (стр. 54). Однако такие фразы являются скорее исключением, чем правилом. Из других погрешностей следует указать на отсутствие объяснений для размеров, приводимых после описания каждого вида. Остается непонятным, средние ли это размеры или размеры одного какого-нибудь экземпляра. В первом случае следовало указать показатели изменчивости, во втором хотя бы пол данного животного.

Книга издана хорошо; особенно хороши многочисленные и четкие рисунки, выполненные Н. Н. Кондаковым. Этого нельзя, к сожалению, сказать о фотографиях раков-отшельников, помещенных на отдельных таблицах в конце книги; они не дают достаточного представления об отличительных признаках изображенных видов. Издание только выиграло если бы фотографии были заменены рисунками; кроме того, такие таблицы, видимо, значительно удорожили книгу, так как цена ее—21 руб. — непомерно высока.

В целом, несмотря на указанные недостатки, работа Макарова достойна высокой оценки. Автору удалось хорошо разобраться в довольно разнообразной и плохо изученной в СССР группе и дать цельное представление о ней. Особенно ценными можно считать результаты исследования дальневосточных видов.

Я. А. Бирштейн

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Цена 5 руб.